



TITLE:

離散時間個体群動態モデルにおける密度効果の数理モデリング(新しい生物数学の研究交流プロジェクト)

AUTHOR(S):

瀬野, 裕美

CITATION:

瀬野, 裕美. 離散時間個体群動態モデルにおける密度効果の数理モデリング(新しい生物数学の研究交流プロジェクト). 数理解析研究所講究録 2007, 1556: 11-58

ISSUE DATE:

2007-05

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/81005>

RIGHT:

離散時間個体群動態モデルにおける密度効果の数理モデリング

Mathematical Modellings for Density Effect in Time-Discrete Population Dynamics Model

瀬野裕美

広島大学大学院理学研究科数理分子生命理学専攻

Hiromi SENO

Department of Mathematical and Life Sciences, Graduate School of Science,
Hiroshima University, Higashi-hiroshima 739-8526 JAPAN
seno @ math.sci.hiroshima-u.ac.jp

In this article, we give a review about the basic idea for modelling some fundamental mathematical models which are well-known and have been applied in ecological research fields. Focusing on the functional form of the density effect, we describe the way of time-discrete model derivation. Especially in this article, we argue the modelling for the interspecific reaction of the predation, and discuss some possible extension of the standard modelling about the predation relationship.

CONTENTS			
1	はじめに	1	
2	離散世代型ダイナミクス	2	
2.1	Verhulst モデル	3	
2.2	Ricker モデル	5	
2.3	拡張 Verhulst モデル	5	
3	個体間相互作用	7	
3.1	Mass-action 型相互作用	7	
3.2	Michaelis-Menten 型反応速度	8	
3.3	個体群内相互作用から離散世代増殖過程へ	14	
4	捕食ダイナミクス	20	
4.1	餌-捕食者関係	20	
4.2	捕食者の応答	21	
4.3	餌-捕食者個体群サイズ変動ダイナミクス	22	
4.4	Nicholson-Bailey モデル	24	
4.5	離散世代 Lotka-Volterra 型餌-捕食者系	28	
4.6	Holling 型捕食過程	29	
5	餌の利用に関する選択	36	
5.1	どの餌種を利用するか: 餌選択理論	36	
5.2	餌をどの程度利用するか: スウィッチング捕食	39	
6	結び	44	

1 はじめに

生物個体群のサイズ変動において、資源量が有限であったり、環境が個体群サイズ（密度）に依存して劣化するような場合には、個体群サイズ増加率が、個体群サイズの増加に伴い、減少するという関係を想定できる。一方、一般に、個体群密度が相当に低くなると、個体群サイズ増加率が低下することも自然な設定であり得る。これは、個体群密度が低い故に個体あたりの増殖率が高いとしても、個体群を構成する個体数が少ないので、積算としての個体群サイズの増加率が低くなることもあり得るからである。一般的に、このような、個体群密度による個体群ダイナミクスへの影響を密度効果（density effect）と呼ぶ。ここで、密度効果の意味「個体群密度による個体群ダイナミクスへの影響」における「個体群密度」については、その種自身の個体群密度のみならず、他種の個体群の密度による影響も考える。したがって、生物個体群ダイナミクスの数理モデリングとは、結局は、この「密度効果」の数理モデリングである、といっても言い過ぎではないだろう。

本稿は、生物個体群動態に関する基本的な数理モデルの導出、すなわち、数理モデリングについて、生物学的な基礎概念にも触れながら総説を試みたものである。とりわけ、捕食を介した種間相互作用の数理モデリングについて焦点をあて、さらに、これまであまり注視されてこなかった離散時間個体群動態に関する数理モデルの数理モデリングに特に注意を払ってまとめようとした。また、基本的、古典的な数理モデリングの解説にとどまらず、その発展的展開についての試論も併せて述べたものである。

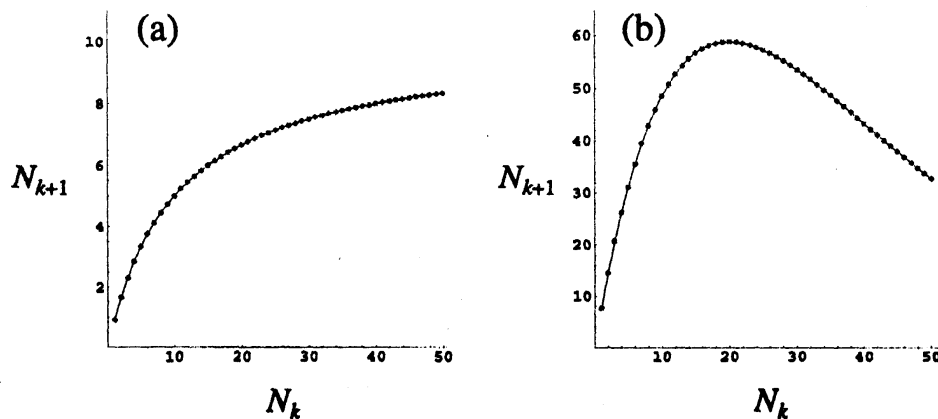


図 1: 増殖曲線: (a) コンテスト型; (b) スクランプル型。

2 離散世代型ダイナミクス

個体群における繁殖過程が時間的に離散な単位 (季節, 生育段階, 年齢など) によって記述できる, もしくは, 記述せざるを得ない場合には, しばしば, 個体群サイズの時間変動は, 連続時間ではなく, その離散的な時間の単位 (第〇回目の季節, 第〇世代の第△生育段階, 第〇齢など) によって記述される。ここでは, その離散的な時間の単位を『世代』と称する。

第 k 世代目 (親世代) の個体群サイズと第 $k+1$ 世代目 (子世代) の個体群サイズの関係を表す曲線のことを, 増殖曲線 (reproduction curve) とか再生産曲線と呼ぶ。最も一般的には, 第 k 世代目 (親世代) の個体群サイズと第 $k+1$ 世代目 (子世代) の個体群サイズの関係は, 第 $k+1$ 世代以前の個体群サイズ変動の履歴が全て関わってくる。しかし, ここで述べる増殖曲線は, そのような二世間以上の相互作用まで存在していたとしても, 結果として現れる第 k 世代目 (親世代) の個体群サイズと第 $k+1$ 世代目 (子世代) の個体群サイズの関係を表すものも含むと考えよう。したがって, ある k 世代目の個体群サイズと次世代 (第 $k+1$ 世代目) の個体群サイズの関係を表す曲線は, 一般的に,

$$N_{k+1} = \Psi(N_k; N_{k-1}, N_{k-2}, \dots, N_2, N_1, N_0, k)$$

であり, 第 k 世代目以前の個体群サイズ変動の履歴が異なれば異なるものである。

最も単純なのは, 第 k 世代から第 $k+1$ 世代の間における個体群サイズ変化分が世代数 k と第 k 世代における個体群サイズ N_k のみによって与えられる場合である。閉じた個体群に対して, 増殖曲線は, 第 k 世代目で与えられた条件下で, 第 k 世代目の個体群サイズがいかほどの場合に, 第 $k+1$ 世代目の個体群サイズがいかほどに定まるかを表す。つまり, 第 k 世代目の個体群の増殖過程における密度 (個体群サイズ) 依存性, つまり, 密度効果の効き方の特性を表す。

図 1(a) が示すように, 第 k 世代目の個体群サイズ N_k に対して, 第 $k+1$ 世代目の個体群サイズ N_{k+1} がある飽和値に漸近する単調増加の増殖曲線である場合, 個体群の増殖過程における密度 (個体群サイズ) 依存性は, コンテスト (contest, 勝ち残り) 型と呼ばれる。一方, 図 1(b) が示すように, 第 k 世代目の個体群サイズがある中庸なサイズの場合について, 第 $k+1$ 世代目の個体群サイズが最大になるような個体群増殖過程における密度依存性は, スクランプル (scramble, 共倒れ) 型と呼ばれる¹。

コンテスト型の増殖曲線は, 個体群の増殖が「椅子とりゲーム型」である場合に期待される。個体の存続・繁殖のためには, ある最低限の条件が必要であり, 各生存個体が, 必然的に, その条件を満たすように環境を利用している場合, 与えられた個体群の生息環境において, その条件をみたすことのできる生存個体

¹Alexander John Nicholson [36] による用語。

数には上限値 N_{\max} がある。その上限値 N_{\max} を超える分の個体は、その個体の存続・繁殖のための条件を満たすことができないので、個体群サイズは、生息環境の特性に依存して定まるその上限値 N_{\max} までは大きくなれるが、それを越えた分は存続できない。このような場合、親世代個体群サイズ N_k が上限値 N_{\max} 以下ならば、親世代個体群サイズ N_k が大きくなればなるほど子世代個体群サイズ N_{k+1} が大きくなりうるが、親世代個体群サイズ N_k が上限値 N_{\max} 以上になったとしても、子世代個体群サイズ N_{k+1} は、上限値 N_{\max} を超えることはできない。

一方、スクランブル型の増殖曲線は、たとえば、上記のコンテスト型についての記述における「個体の存続・繁殖のための最低限の条件を各生存個体が生息環境において必然的に利用する」という仮定が適用されない場合に現れると考えることができる。たとえば、個体の繁殖能力が、個体群密度に依存して変化する場合を考えてみよう。個体群密度が十分に低い場合には、各個体が最大の繁殖能力を実現するだけの資源を環境から得ることができるので、親世代個体群サイズ N_k の増加に対して、子世代個体群サイズ N_{k+1} は増加する傾向を示すだろう。しかし、個体群密度が高くなりすぎると、各個体が最大の繁殖能力を実現するほどの資源を環境から獲得することができなくなり、各個体の繁殖能力が低下し、個体あたりの平均産仔数が減少する²。実現する個体群サイズは、各個体の繁殖の個体群全体の総和で与えられるので、個体群密度が高く、各個体の繁殖能力が低下しても、個体群サイズ自体はより大きくなりうる。しかし、あまりに個体群密度が高くなりすぎると、各個体の繁殖能力の低下が相当に大きくなり、その結果、実現する次世代の個体群サイズは小さくなるであろう。したがって、親世代個体群サイズがある中庸な値において、子世代個体群サイズは最大になり、親世代個体群サイズがその値より小さくても大きくても、子世代個体群サイズはそれよりは大きくなりえない、という増殖曲線が現れることになる。

2.1 Verhulst モデル

時間的に連続な個体群変動が起こっている場合であっても、個体群サイズを時間的に離散に測定することによって、結果的に、時間離散的な個体群サイズ変動の系列を得るのが生物現象の観測における実際である。この観点から、次の連続型 logistic 増殖過程からはどのような離散型個体群サイズ変動ダイナミクスが導かれるのかを考えてみよう：

$$\frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = r_0 - \beta N(t) \quad (1)$$

左辺は、単位個体群サイズあたりの時刻 t における（瞬間）サイズ増加速度を意味する。 r_0 は、環境が生物個体群の増殖にとって理想的な条件を満たす場合に実現される最大の単位個体群サイズあたりのサイズ増加率、内的自然増殖率（intrinsic growth rate）を意味する。パラメータ β は、個体群密度による増殖率の低下の影響の強さを表す。この場合の (1) の解は、

$$N(t) = \frac{r_0/\beta}{1 - \left\{1 - \frac{r_0/\beta}{N(0)}\right\} e^{-r_0 t}} \quad (2)$$

と表される。logistic 方程式による増殖過程では、個体群サイズは、任意の初期値 $N(0) > 0$ から必然的に平衡値 r_0/β に向かって漸近してゆく。この漸近値を環境許容量（あるいは環境収容量；carrying capacity）と呼ぶことがある。

今、連続型 logistic 増殖過程 (2) を時間間隔 h で見る。式 (2) より、時刻 $t = kh$ における個体群サイズ $N_k = N(kh)$ と時刻 $t = (k+1)h$ における個体群サイズ $N_{k+1} = N((k+1)h)$ から $e^{-r_0 kh}$ を消去すると、

²コンテスト型の場合は、このようなことはなく、生存繁殖個体は、必要な資源を環境から得られるものと得られないものに分けられていた。つまり、「全か無か」のデジタルのルールに基づいていたのであるが、ここで述べているスクランブル型の場合には、アナログ的に獲得できる資源量が個体群密度上昇に伴って減少すると考えている。

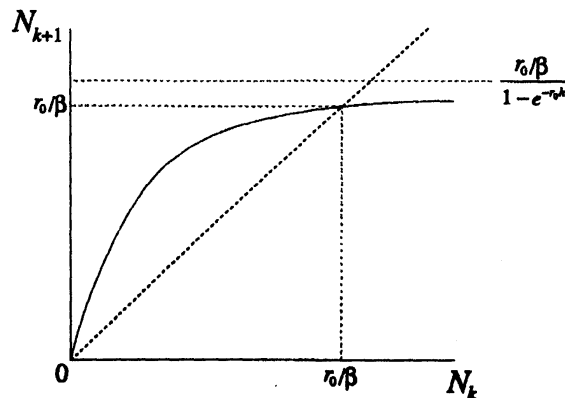


図 2: Verhulst 写像。コンテスト型増殖曲線を表す。

結果として、 N_{k+1} と N_k の間の次のような差分方程式を得ることができる：

$$N_{k+1} = \frac{1}{1 + \phi_{r_0}(h)\beta N_k} \cdot e^{r_0 h} N_k \quad (3)$$

ここで、

$$\phi_{r_0}(h) = \frac{e^{r_0 h} - 1}{r_0} \quad (4)$$

である。この差分方程式 (3) による個体群サイズ変動の数理モデルは、しばしば、Verhulst モデルと呼ばれる。Pierre François Verhulst は人口変動に関してこの数理モデルを適用したが、水産学においても同様の数理モデルが適用されることがあり、Beverton & Holt [4] による水産学応用の研究にちなんで Beverton-Holt モデルと呼ばれることも少なくない。この差分方程式モデル (3) による個体群サイズ変動は、誤差ゼロで「正確に」対応する連続型 logistic 増殖過程に一致することは導出から明らかである。差分方程式 (3) は、 $h \rightarrow 0$ の極限で、logistic 方程式 (1) に一致する。

M.P. Hassell [12] は、(3) を含む次の差分方程式による離散世代個体群サイズ変動ダイナミクスを考察している：

$$N_{k+1} = \frac{N_k}{a + bN_k} \quad (5)$$

より一般的に、この差分方程式による個体群サイズ変動の数理モデルを Verhulst モデルあるいは Beverton-Holt モデルと呼ぶのが慣例のようである。この差分方程式に対応する N_k から N_{k+1} への写像は、 $a < 1$ の場合には、定性的に、図 2 で示される Verhulst 写像と同等である。しかし、 $a \geq 1$ の場合には、任意の初期値に対して、 $k \rightarrow \infty$ について $N_k \rightarrow 0$ であり、個体群は絶滅に向かう。

数理モデリングの観点から注目しておくべきは、Verhulst モデル (3) あるいは (5) における密度効果の入り方である。logistic 方程式 (1) における密度効果と、Verhulst モデル (3) における密度効果には、正確な対応がある。したがって、logistic 方程式 (1) における密度効果に対応する、離散世代型モデルにおける密度効果は、Verhulst モデル (3) や (5) が表すような、有理関数型の密度効果として数理モデリングできることがわかる。著者自身の研究 [47] により、より一般的な常微分方程式

$$\frac{dN(t)}{dt} = \{r_0 - D(N(t))\} N(t),$$

に対する差分方程式

$$N(t+h) = \frac{1}{1 + \phi_{r_0}(h)D(N(t))} \cdot N(t)e^{r_0 h} \quad (\text{ここで、}\phi_{r_0}(h)\text{は、(4)と同じ})$$

は、関数 $D(N)$ がある一般的な条件を満たすならば、任意の時間ステップ長 h で、前者の常微分方程式の力学的性質に対応する力学的性質を保持すること（“dynamical consistencey”（力学的対等性））がわかっている。

2.2 Ricker モデル

個体群サイズダイナミクス

$$\frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} = r(N(t), t)$$

は、次のように書きかえることができる：

$$\frac{d \log N(t)}{dt} = r(N(t), t) \quad (6)$$

ここで、単純差分近似を式 (6) に対してそのまま適用すると、

$$\log N(t + \Delta t) \approx \log N(t) + r(N(t), t) \Delta t \quad (7)$$

すなわち、

$$N(t + \Delta t) \approx N(t) \cdot e^{r(N(t), t) \Delta t}$$

が得られる。logistic 方程式 (1) の場合には、

$$N(t + \Delta t) \approx N(t) \cdot e^{[r_0(t) - \beta(t)N(t)] \Delta t}$$

となる。したがって、 $N(k\Delta t)$ ($k = 0, 1, 2, \dots$) を N_k と書きかえ、 $r_0(k\Delta t)\Delta t$ と $\beta(k\Delta t)\Delta t$ を、それぞれ、 $\tilde{\alpha}_k$, $\tilde{\rho}_k$ と書きかえれば、次のような離散世代増殖過程を表すダイナミクスの式を考えることができる：

$$N_{k+1} = N_k \cdot e^{\tilde{\alpha}_k - \tilde{\rho}_k N_k} \quad (8)$$

式 (8) による個体群サイズの世代変動ダイナミクスは、1954 年に William Edwin Ricker [39] によって発表された、漁業資源管理における成熟魚類の貯蔵量に関する問題に適用され、現在、しばしば、Ricker モデルと呼ばれる³。

2.3 拡張 Verhulst モデル

第 2.1 節で述べたように、M.P. Hassell [12] は、(3) を含んだ式 (5) による離散世代個体群サイズ変動ダイナミクスを考察したが、さらに、拡張 Verhulst モデルとも呼べる次のようなダイナミクスも考察した：

$$N_{k+1} = \frac{N_k}{[a + bN_k]^\theta} \quad (9)$$

a, b, θ は、全て正の定数パラメータである。パラメータ θ は、単位個体群サイズあたり増殖率の個体群サイズ（密度）への感受性の強さを表しており、大きければ大きいほど単位個体群サイズあたり増殖率の個体群サイズへの感受性が強く、個体群サイズが増加した場合の増殖率減少が急激になる⁴。

³Ricker-Moran モデルと呼ばれることもある。

⁴パラメータ θ は、Haldane [11] の k 値と呼ばれる生態学的指標との関連で実験や観測によるデータから評価することができる。詳細は、たとえば、伊藤・山村・嶋田 [19] を参照されたい。

この差分方程式 (9) に対応する N_k から N_{k+1} への写像は、 $\theta \leq 1$ の場合には、定性的に、Verhulst 写像と同類のコンテスト型の増殖曲線である。 $\theta \leq 1$ の条件の下で、 $a < 1$ の場合には、任意の正の初期値に対して、 $k \rightarrow \infty$ について N_k は有限な正の平衡値 $N^* = (1-a)/b$ に漸近収束する。しかし、 $a \geq 1$ の場合には、 $k \rightarrow \infty$ について $N_k \rightarrow 0$ であり、個体群は絶滅に向かう。

一方、 $\theta > 1$ の場合には、差分方程式 (9) に対応する N_k から N_{k+1} への写像は、第 2.2 節で述べた、Ricker モデル (8) と同類の特性を持っている。すなわち、写像を表すグラフは、上に凸の単峰型であり、 $N_k \rightarrow \infty$ に対してゼロに漸近するような曲線となり、スクランブル型の増殖曲線を示す⁵。この場合においても、 $\theta > 1$ かつ $a \geq 1$ ならば、 $k \rightarrow \infty$ について $N_k \rightarrow 0$ であり、個体群は絶滅に向かう。 $\theta > 1$ かつ $a < 1$ の場合は、 $k \rightarrow \infty$ で実現する N_k の平衡状態は、パラメータ θ と a の値に依存した次のような特性を示す：

- (1) $\theta \leq 2$ かつ $a < 1$ の場合、平衡点 $N^* = (1-a)/b$ が大域的に安定⁶である。
- (2) $\theta > 2$ かつ $(\theta-2)/\theta < a < 1$ の場合、平衡点 $N^* = (1-a)/b$ が大域的に安定である。
- (3) $\theta > 2$ かつ $a < (\theta-2)/\theta$ の場合、 $k \rightarrow \infty$ における平衡状態は、パラメータ a の値の減少に伴い周期倍化現象を起こし、平衡解の熊手型分岐を示す。
- (4) $\theta (> 2)$ が十分に大きく、 a が十分に小さい場合、 $k \rightarrow \infty$ における平衡状態は、カオス変動である。

式 (9) による拡張 Verhulst モデルと対照して、次のような拡張モデルも考えることができる (Maynard Smith & Slatkin [30], Bellows [3])：

$$N_{k+1} = \frac{N_k}{a + \{bN_k\}^\theta} \quad (10)$$

ここでも、式 (9) による数理モデリング同様、 a, b, θ は、全て正の定数パラメータであり、パラメータ θ は、単位個体群サイズあたり増殖率の密度依存性の強さを表している。式 (9) と式 (10) の間の違いは明らかであるが、実は、両者は、定性的には非常に類似した特性を持っている。

さて、これらの拡張 Verhulst モデルと対比して、拡張 logistic 方程式

$$\frac{dN(t)}{dt} = \{r_0 - \beta[N(t)]^\alpha\} N(t) \quad (11)$$

から導かれる離散世代型モデルを考えてみる。正の指数 α は、密度効果に対する増殖率の応答性を表すパラメータである。パラメータ α が小さいほど低密度における密度効果による単位個体群サイズあたりの増殖率減少はより急速であるが、高密度における個体群サイズ増加速度はより大きくなる。この拡張 logistic 方程式も微分方程式 (1) に対するものと同様の解法で直接解くことができる：

$$N(t) = \left[\frac{r_0/\beta}{1 - \left\{1 - \frac{r_0/\beta}{[N(0)]^\alpha}\right\} e^{-\alpha r_0 t}} \right]^{1/\alpha} \quad (12)$$

前出の Verhulst モデル (3) を導出するのと同様の手順を適用すれば、与えられた時間ステップ長 h に対して、次の差分方程式が得られる：

$$N_{k+1} = \frac{1}{[1 + \phi_{\alpha r_0}(h)\alpha\beta N_k^\alpha]^{1/\alpha}} \cdot e^{r_0 h} N_k \quad (13)$$

ここで、

$$\phi_{\alpha r_0}(h) = \frac{e^{\alpha r_0 h} - 1}{\alpha r_0}$$

⁵このように、パラメータ θ は、個体群ダイナミクスをコンテスト型の増殖曲線を特性としてもつものからスクランブル型の増殖曲線を特性としてもつものまで連続的に変化させることができる。このことが、数理モデリングにおける θ の導入の重要な意義である。

⁶任意の正の初期値 N_0 に対して、 $k \rightarrow \infty$ のとき $N_k \rightarrow N^*$ が成り立つ。

である。この離散世代型モデルは、前出の拡張 Verhulst モデル (9), (10) のいずれとも異なる。別の見方をすれば、前出の拡張 Verhulst モデル (9), (10) のいずれも拡張 logistic 方程式 (11) に対応する離散世代型モデルとは考えられない。

3 個体間相互作用

3.1 Mass-action 型相互作用

化学反応速度論において、閉じた一定容積の系では、化学反応速度は、単に反応物あるいは生成物のいずれかの濃度の時間変化の速度として定義されている。たとえば、次の一般的な化学反応を考えよう：



この化学反応におけるそれぞれの物質の濃度の変化速度は、 $-d[A]/dt$, $-d[B]/dt$, または、 $d[C]/dt$ で表すことができる。 $[A]$, $[B]$, $[C]$ は、それぞれの物質の濃度を表す。反応速度がそれを記述するのに用いた成分に無関係であるようにするために、上記の化学反応における反応速度 ν は、次のように定義される：

$$\nu = -\frac{1}{\alpha} \frac{d[A]}{dt} = -\frac{1}{\beta} \frac{d[B]}{dt} = \frac{1}{\gamma} \frac{d[C]}{dt} \quad (15)$$

一般に、反応速度は、反応混合物中に存在する j 種の全ての化学物質の濃度の関数として表すことができる： $\nu = \nu(c_1, c_2, \dots, c_j)$ (ここで、 c_k ($k = 1, 2, \dots, j$) は、第 k 種の化学物質の濃度)。 ν の関数形は、速度則 (rate law) として、与えられた化学反応に関する速度式 (rate equation) を与える。多くの場合⁷, (少なくとも近似的に) 速度式は濃度のべき積に比例する形で表される：

$$\nu = \nu(c_1, c_2, \dots, c_j) = \kappa \cdot c_1^{n_1} c_2^{n_2} c_3^{n_3} \dots c_j^{n_j} \quad (16)$$

この化学反応速度式は、しばしば、動的な質量作用の法則 (law of kinetic mass action) と呼ばれる。指数の和 $\sum_{k=1}^j n_k$ は、考えている反応に関する反応次数 (reaction order, kinetic order) を定義し、上記の速度式に現れる係数 κ は、速度定数 (rate constant) と呼ばれる。また、指数 n_k は、第 k 種の化学物質に関する反応次数⁸と呼ばれる⁹。現在、化学反応速度論において、質量作用の法則 (law of mass action) と呼ばれているものは、化学反応が 平衡状態にあるとき に、

$$c_1^{n_1} c_2^{n_2} c_3^{n_3} \dots c_j^{n_j} = \text{一定}$$

となることをいう。この法則は、熱力学の議論によって導出されるものである。

一方、個体群ダイナミクスに関する数理生物学においては、 j 種類の生物個体群の間の相互作用に依存した個体群サイズ (密度) 変動の速度について、式 (16) によるような、個体群サイズのべき積を用いた数理モデリングが基礎的なものの一つである。そのような数理モデリングにおいては、しばしば慣用的に、個体間もしくは個体群間の相互作用について、質量作用の仮定、あるいは、**mass-action** 仮定を用いたと称する。ただし、数理生物学における数理モデリングに関しての mass-action 仮定が、個体群サイズ変動が平衡状態にあるということを仮定しているわけではないことに注意しよう。それは、前出の動的な mass-action の法則に当たるものであると考えてよい。だから、数理生物学における数理モデリングに適用される場合

⁷実際には、べき型の式 (16) では表すことのできない反応速度式で特徴づけられる化学反応の例は少なくない。実際の速度式は、与えられた化学反応各々について定めなければならないものであって、べき型の式 (16) があらゆる化学反応に対して適用できるわけではない。

⁸反応次数は必ずしも整数ではない。

⁹本節で述べる化学反応速度論の概念については、多くの専門的入門書に載っている。たとえば、Amdur & Hammes [1, 2] や慶伊 [22] を参照されたい。

のいわゆる「mass-action 仮定」は、現在の化学反応速度論における（より正確な意味での）「mass-action（質量作用）の法則」とは、その定義を異にするものであると考えておくのが厳密には正しいと思われる。この点を念頭においた上で、本稿では、 j 種類の生物個体群の間の相互作用に依存した個体群サイズの変化速度を式 (16) によって数値モデリングすることを「mass-action 仮定を用いる」と称することにする。

本稿においては、最も一般的な Lotka–Volterra 型相互作用とは、数値モデリングにおいて mass-action 仮定を用いているものを指す。特に、慣用的には、式 (16) において、全ての反応次数が 1 である反応式で数値モデリングされるものを Lotka–Volterra 型相互作用と呼ぶことにする。すなわち、個体群間相互作用¹⁰による個体群サイズ変化速度がその個体群間相互作用に関わる生物種個体群のサイズの積に比例するという数値モデリングである。したがって、そのような相互作用においては、個体群サイズ変化速度が各生物種個体群のサイズに比例することになる。つまり、ある個体群のサイズが倍になれば、その個体群の関わる相互作用による個体群サイズ変化速度も倍になるというわけである。さらに、慣用的には、Lotka–Volterra 型の個体群間相互作用とは、2 種個体群間における相互作用のみに対しての呼称であり、たとえば、式 (16) に基づいて、3 種の生物個体群のサイズの積を用いた 3 種間相互作用による、内 1 種の個体群サイズ変化速度の数値モデリングは、mass-action 型と呼ばれても、Lotka–Volterra 型とは概して呼ばれない。

この呼称は、アメリカの科学者 Alfred James Lotka [27, 28] による 1925 年の、生物的防除に関わる寄生者–宿主関係の数値モデリング、イタリアの科学者 Vito Isacar Volterra [59] による 1926 年の、アドリア海における捕食性魚類個体群と被食魚類個体群の関係の数値モデリングにおいて用いられた mass-action 仮定による個体群相互作用の導入にちなむものである。

実際の生物個体群では、個々の個体間相互作用には時間がかかるはずであるし、個体の空間配置がランダムで一様であるとも考えがたい。それでも、Lotka–Volterra 型の数値モデリングに基づく数値モデルの解析結果が実際の生物現象の考察にとって有益な考察を提供できてきたというのは、たとえば、詳細な個体間相互作用が、時間的空間的にランダムでもなく、瞬時でないとしても、それらの非ランダムさや非同時性¹¹が時間的空間的にランダムに起こっているという仮定が適用できるならば、十分に長い時間スケールでの個体群サイズ変動の特性は、mass-action 仮定による Lotka–Volterra 型数値モデリングによって導入される相互作用による考察によって導かれるものと同等であったからだと考えられる。

これは、いわゆる「平均場近似 (mean-field approximation)」的な扱いが有効である場合で、いわば、考えている個体群内の非ランダムさや非同時性が、平均として互いに打ち消しあうような状況が個体群内で成立している場合である。個体群が十分に大きい、あるいは、個体群密度が十分に高い場合には、このような考え方がより有効に成り立ちうるであろう。もちろん、個体群が相当小さかったり、個体群密度が相当低かったりするような場合には、非ランダムさや非同時性による平均場近似からのズレは、一般的には、相当に大きくなると思われる。

3.2 Michaelis–Menten 型反応速度

Michaelis–Menten（ミカエリス–メンテン）による酵素反応の理論において、Michaelis–Menten 型反応速度式 (Michaelis–Menten reaction velocity equation)、あるいは、Michaelis–Menten 式 (Michaelis–Menten equation) と呼ばれている反応速度式がある。酵素は高性能の触媒として、相対的にかなりの低濃度でも十分に高速な反応を実現する高分子であり、その役割は、反応原系（基質, substrate）とコンプレックス (complex; 錯体, 複合体) を生成することである。ほとんど全ての生物学的反応は、酵素によって、その反応が昂進される。典型的な酵素の濃度は、近似的に 10^{-8} から 10^{-10} M の範囲にあり、一方、基質の

¹⁰ここでは、あえて一般化して、「個体群間」相互作用と表現しているが、慣例では、「種間」相互作用 (inter-specific interaction) と表現することが多い。本稿では、「異なる個体群」は、必ずしも「異なる種」を意味する必要はないという一般的な立場をとるべく、このような表現を用いた。

¹¹相互作用に時間がかかるとすれば、相互作用に関わっている個体は、新しい相互作用には関わるできない個体として、その時間帯には、新しい相互作用を導く（のに有効な）自由な個体からなる有効個体群からは除外されるべきである。

濃度は、通常、 10^{-6} より大きい。そのような状況では、酵素による、反応中間コンプレックスは、基質よりはるかに小さな濃度で存在すると考えられる。そこで、それらの濃度は、(短い誘導期間の後に) 定常状態にあると考えることが、近似的に有効である。多くの酵素反応が、そのような定常状態を仮定して研究されており、定常状態速度論的研究 (steady-state kinetic studies) と呼ばれる。

酵素を E, 基質を S, 中間コンプレックスを X, 生成物を P と書けば、最も簡単な酵素反応系は、以下のように表される：



この酵素反応系を Michaelis-Menten 機構 (Michaelis-Menten structure) と呼ぶことがある。

酵素反応系 (17) について、化学反応速度論に従って、物質 A の濃度を [A] という形で表現して、それぞれの物質の濃度変化を以下のような非線形微分方程式系で表すことができると仮定¹²する：

$$\frac{d[E]}{dt} = -k_1[E][S] - k_{-2}[E][P] + (k_{-1} + k_2)[X] \quad (18)$$

$$\frac{d[X]}{dt} = k_1[E][S] + k_{-2}[E][P] - (k_{-1} + k_2)[X] \quad (19)$$

$$\frac{d[S]}{dt} = -k_1[E][S] + k_{-1}[X] \quad (20)$$

$$\frac{d[P]}{dt} = k_2[X] - k_{-2}[E][P] \quad (21)$$

ここで、(17) が孤立した (系外からの物質の移入、系内からの物質の移出がない) 酵素反応系ならば、反応開始直前の E と S の初濃度をそれぞれ $[E]_0$, $[S]_0$ と表せば、それらの保存則より、

$$[E]_0 = [E] + [X] \quad (22)$$

$$[S]_0 = [S] + [P] + [X] \quad (23)$$

が任意の時刻において満たされなければならない。これらの初濃度 $[E]_0$, $[S]_0$ は定数として与えられているものとする、(22) と (23) より、 $d[E]/dt = -d[X]/dt$, および、 $-d[S]/dt = d[P]/dt + d[X]/dt$ が導かれる。

上記のように、酵素はかなりの低濃度であり、したがって、中間コンプレックス濃度も低濃度であるとして、基質や生成物の濃度 $[S]$, $[P]$ に比べて、 $[X]$ が無視できるほどの大きさであるとする。すると、保存則 (23) において、

$$[S]_0 \approx [S] + [P] \quad (24)$$

という近似を導入することができる。さらに、基質濃度の変化に比べて中間コンプレックスの濃度変化は無視できる¹³として、 $d[X]/dt \approx 0$, したがって、 $d[E]/dt \approx 0$ とする。保存則 (22) および $d[X]/dt \approx 0$ を式 (19) に適用して導かれる式とから、 $[E]$ と $[X]$ を $[S]$ と $[P]$ で表すと、式 (20) から、基質 S の反応速度 v が、基質 S と生成物 P の濃度の関数として、以下のように求められる：

$$v = -\frac{d[S]}{dt} \left(\approx \frac{d[P]}{dt} \right) \approx \frac{(V_m/K_m)[S] - (V_P/K_P)[P]}{1 + [S]/K_m + [P]/K_P} \quad (25)$$

ただし、

$$V_m = k_2[E]_0; \quad V_P = k_{-1}[E]_0; \quad K_m = \frac{k_{-1} + k_2}{k_1}; \quad K_P = \frac{k_{-1} + k_2}{k_{-2}}$$

¹² 第 3.1 節で述べた化学反応速度論における動的な mass-action 仮定による。

¹³ 準定常状態近似 (quasi-steady state approximation)。Briggs-Haldane 近似、定常状態近似 (stationary state approximation) と呼ばれることもある。

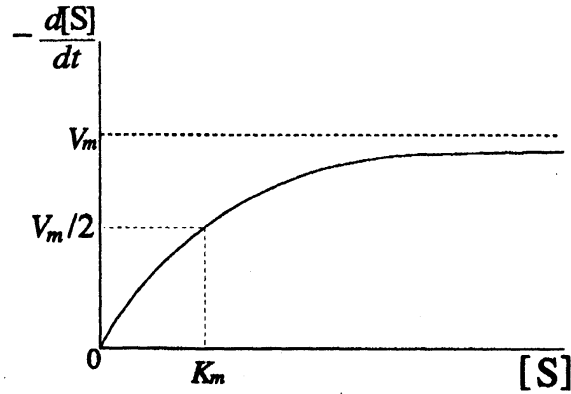


図 3: Michaelis-Menten 機構における基質反応速度 (26)。

この式 (25) を (一般的な) **Michaelis-Menten 型反応速度式**, あるいは, **Michaelis-Menten 式** と呼び, K_m を Michaelis 定数と呼んでいる。Michaelis-Menten 型反応速度式は, 酵素介在反応の (近似的) 反応速度を与える。パラメータ K_m や K_P は, 中間コンプレックスの濃度変化に対する準定常状態近似によって現れる, 中間コンプレックス濃度の定常性に関わるものである。

反応系 (17) を, 本節の初めで述べたような生体組織における生体反応過程と想定する場合として, $k_{-2} = 0$ と仮定すると, Michaelis-Menten 式 (25) は次のような (近似的) 反応速度を与えるものとなる:

$$v = -\frac{d[S]}{dt} \left(\approx \frac{d[P]}{dt} \right) \approx \frac{V_m}{1 + K_m/[S]} \quad (26)$$

この式 (26) では, 応答物質濃度 $[P]$ への依存性はなく, Michaelis-Menten 式 (25) において, $K_P \rightarrow +\infty$ とした式に対応している。この式 (26) も Michaelis-Menten 型反応速度式, あるいは, Michaelis-Menten 式と呼ばれる。この結果 (26) における基質反応速度の基質濃度依存性は, 図 3 のようになることが導かれる。このような反応速度式は, 触媒能に飽和が起こり得るような触媒反応に対して有効であることが図からもわかる。

同様の取り扱いで, 次のように, 中間コンプレックスが 2 段階にわたるような場合でも, 式 (25) や式 (26) が有効であることを示すことができる:



それぞれの物質の濃度変化を表す微分方程式系は次のようになる:

$$\frac{d[E]}{dt} = -k_1[E][S] - k_{-3}[E][P] + k_3[X_2] + k_{-1}[X_1] \quad (28)$$

$$\frac{d[X_1]}{dt} = k_1[E][S] + k_{-2}[X_2] - (k_{-1} + k_2)[X_1] \quad (29)$$

$$\frac{d[X_2]}{dt} = k_2[X_1] + k_{-3}[E][P] - (k_{-2} + k_3)[X_2] \quad (30)$$

$$\frac{d[S]}{dt} = -k_1[E][S] + k_{-1}[X_1] \quad (31)$$

$$\frac{d[P]}{dt} = k_3[X_2] - k_{-3}[E][P] \quad (32)$$

また, この場合の保存則は,

$$[E]_0 = [E] + [X_1] + [X_2] \quad (33)$$

$$[S]_0 = [S] + [P] + [X_1] + [X_2] \quad (34)$$

となる。

この場合についても、基質濃度の変化に比べて中間コンプレックスの濃度変化は無視できるという準定常状態近似を2種類の間コンプレックスに同時に仮定することにより、 $d[X_1]/dt \approx 0$ かつ $d[X_2]/dt \approx 0$ という近似を適用し、上記の保存則を用いれば、反応速度式 (25) や (26)¹⁴、における K_m , K_P , V_m , V_P を次のように定義し直すだけで対応する結果を導くことができる：

$$K_m = \frac{k_2 k_3 + k_{-1} k_3 + k_{-1} k_{-2}}{k_1 (k_{-2} + k_2 + k_3)}; \quad K_P = \frac{k_2 k_3 + k_{-1} k_3 + k_{-1} k_{-2}}{k_{-3} (k_{-2} + k_{-1} + k_2)}$$

$$V_m = \frac{k_2 k_3}{k_{-2} + k_2 + k_3} [E]_0; \quad V_P = \frac{k_{-2} k_{-1}}{k_{-2} + k_{-1} + k_2} [E]_0$$

このような取り扱いは、さらに中間コンプレックスの数が多くても同様である。つまり、パラメータの定義が変わるだけであり、Michaelis-Menten 型反応速度式の形は、酵素反応系における中間コンプレックスの数には無関係である。

最後に、酵素と結合し、酵素の有効濃度を減少させる物質（阻害物質, inhibitor）I を考えた場合、すなわち、



という反応が、反応 (17) や (27) と同時に進行している場合を考えてみよう。この場合の阻害物質と酵素の間の反応速度が、やはり、第 3.1 節で述べた化学反応速度論における動的な mass-action 仮定を用いて、

$$\frac{d[I]}{dt} = -k_+[E][I] + k_-[EI] \quad (36)$$

$$\frac{d[EI]}{dt} = k_+[E][I] - k_-[EI] \quad (37)$$

で表される場合を考える。ここで、反応 (17) や (27) における中間コンプレックスの濃度に対する準定常状態近似に加えて、上記の阻害物質と酵素の間の反応 (35) についても、準定常状態近似を適用することにする。すなわち、 $d[I]/dt \approx 0$ という近似を用いると、平衡定数 $K_I = k_+/k_-$ を用いて、阻害物質 I が存在する場合の反応速度 ν は、次のように得られる：

$$\nu = -\frac{d[S]}{dt} \approx \frac{(V_m/K_m)[S] - (V_P/K_P)[P]}{1 + K_I[I] + [S]/K_m + [P]/K_P} \quad (38)$$

このような準定常状態近似のアイデアを用いて生物個体群ダイナミクスの数理モデリングが可能である。たとえば、De Boer & Perelson [8] や Huisman & De Boer [18], Borghans *et al.* [5] などによって議論されている¹⁵。ここでは、その基本的な数理モデリングの考え方を紹介する。次のような2種個体群の相互作用過程を考える：



ここで、 N_i ($i = 1, 2$) は考えている2種個体群において種間相互作用状態にない（フリーな）個体を表しており、 C は種間相互作用状態にある個体ペアを表している。この場合、種間相互作用は、それぞれの個体

¹⁴ $k_{-3} = 0$ の場合。

¹⁵ 準定常状態近似による数理モデリングについては近年においても研究が進みつつあり、今後、数理生物学への応用が期待できる。たとえば、文献 [38, 44, 45, 46, 58] などを参照されたい。

群の単位個体群サイズ間（異種個体間）において作用するものと仮定し、相互作用に入る頻度を与える係数として γ_+ 、相互作用状態が無為に解消する¹⁶ 頻度を与える係数を γ_- で表している。相互作用が変化を生む場合には、結果として、相互作用状態にあった種 1 の個体は死滅し、種 2 の個体から増殖が生じる。 σ が相互作用が変化を生む確率に相当する係数、 κ が増殖率に相当するパラメータである。(39) で与えられている相互作用過程は、種 2 が種 1 を捕食したり、種 2 が種 1 に捕食寄生したりする種間関係と見なすことのできる場合である。より一般的には、種 2 が種 1 を搾取することによって個体群サイズを増加させる過程である。

上記の反応式 (39) は、単に、仮定している相互作用過程を表現したものに過ぎない。そこで、これまでと同様にして、(ただし、生物個体群の自然増殖、自然死亡の過程を併せて仮定の上で) この反応式に対する反応速度式を書き下すと以下ようになる¹⁷：

$$\frac{dN_1(t)}{dt} = g(N_1, t) - \gamma_+ N_2(t) N_1(t) + \gamma_- C(t) \quad (40)$$

$$\frac{dC(t)}{dt} = \gamma_+ N_2(t) N_1(t) - m_C(C, t) - \gamma_- C(t) - \sigma C(t) \quad (41)$$

$$\frac{dN_2(t)}{dt} = \sigma(1 + \kappa) C(t) - m_2(N_2, t) - \gamma_+ N_1(t) N_2(t) \quad (42)$$

関数 $g(N_1, t)$ は、種間相互作用に依存しない、時刻 t における種 1 の個体群の増殖過程（死亡を含む）による個体群サイズ変動への寄与を与える。関数 $m_2(N_2, t)$ は、時刻 t における種 2 の個体群の（瞬間）自然死亡速度、 $m_C(C, t)$ は、時刻 t における相互作用状態下の個体ペアの（瞬間）死亡速度を与える。

さて、Michaelis-Menten 型反応速度式導出の場合と同様に、相互作用状態下の個体ペアの密度 C の時間変動が個体群サイズ N_1 、 N_2 の時間変動に比べて無視できるとする準定常状態を適用する。相互作用状態下の個体ペアの密度 C の時間変動速度が個体群サイズ N_1 、 N_2 の時間変動速度に比べて極めて大きく、個体群サイズ N_1 、 N_2 の時間変動の時間スケールでは、相互作用状態下の個体ペアの密度 C が十分速やかに（準）定常状態に各時刻で至っていると仮定することと同等である。すなわち、今、任意の時刻 t において、 $dC/dt \approx 0$ の仮定により、関係式 (41) より、

$$\gamma_+ N_2(t) N_1(t) - m_C(C, t) - \gamma_- C(t) - \sigma C(t) \approx 0$$

を各時刻 t について適用する。この関係式より C を N_1 、 N_2 の関数として一意的に表現することができれば、(40) と (42) に代入することで閉じた系を得ることができる。最も単純な、 $m_C(C, t) = \delta_C C$ 、 $m_2(N_2, t) = \delta_2 N_2$ の場合（ δ_C と δ_2 は正定数）について、さらに考えてみよう。また、種 2 の総個体群密度 $\bar{N}_2(t) = N_2(t) + C(t)$ を導入する。この場合、準定常状態近似は次の関係式を導く：

$$C(t) \approx \frac{N_1(t)}{k_h + N_1(t)} \bar{N}_2(t) \quad (43)$$

ここで、

$$k_h = \frac{\gamma_- + \delta_C + \sigma}{\gamma_+}$$

である。準定常状態近似による関係式 (43) を用いれば、(40–42) より、個体群密度 N_1 と \bar{N}_2 の時間変動ダイナミクスが次のように表される¹⁸：

$$\frac{dN_1(t)}{dt} = g(N_1, t) - (\delta_C + \sigma) \frac{N_1(t)}{k_h + N_1(t)} \bar{N}_2(t) \quad (44)$$

$$\frac{d\bar{N}_2(t)}{dt} = -\delta_2 \bar{N}_2 + K(\delta_C + \sigma) \frac{N_1(t)}{k_h + N_1(t)} \bar{N}_2(t) \quad (45)$$

¹⁶ 相互作用の結果が無為である場合。相互作用状態にあった各個体は再びフリーな状態に戻る。

¹⁷ [] の代わりに斜体記号で各密度を表現している。

¹⁸ この場合、種 2 の総個体群密度 $\bar{N}_2(t)$ に対して、 N_1 は種 1 の「繁殖可能な」個体群密度として記述されている。

ここで,

$$K = \frac{\sigma\kappa + \delta_2 - (\gamma_- + \delta_C)}{\delta_C + \sigma}$$

である。(44) と (45) の個体群相互作用項における分数関数形は、しばしば、**Michaelis-Menten** 型相互作用とも呼ばれるものである¹⁹。 $K \leq 0$, すなわち, $\sigma\kappa + \delta_2 \leq \gamma_- + \delta_C$ ならば, 明らかに, 種 2 の個体群は絶滅に向かう (i.e. $t \rightarrow \infty$ のとき $N_2(t) \rightarrow 0$)。相互作用中の死亡率が高い場合や, 相互作用が強くなく, 相互作用が無為に解消しやすい場合には, 種 2 が存続できないと解釈できる。

注意しておくべきは, (44) と (45) から成る系の特性が, 必ずしも, (40-42) から成る系の特性と同等になるとは限らないことである。これら二つの系の特性が対応するのは, 準定常状態近似の適用が適当な場合である。すなわち, 相互作用状態下の個体ペア密度の時間変動速度が個体群サイズ N_1, N_2 の時間変動速度に比べて十分に大きな場合に限りこれらの二つの系の特性が同等になるのであるから, 元になった (40-42) から成る系に対して, (44) と (45) から成る系を同一視することは数理的に問題があることに注意しておきたい。

最後に, 2 種個体群の相互作用過程 (39) をより一般的にした, 次のような $\nu + l$ 種の個体群の間での相互作用過程を考えてみよう ($i = 1, 2, \dots, \nu; j = 1, 2, \dots, l$) :



そして, 2 種個体群の相互作用過程 (39) の場合と同様にして, この反応式に対する次の反応速度式を考える²⁰ :

$$\frac{dH_i(t)}{dt} = g_i(H_i, t) - \sum_{j=1}^l \gamma_{ij}^+ H_i(t) P_j(t) + \sum_{j=1}^l \gamma_{ij}^- C_{ij}(t) \quad (47)$$

$$\frac{dC_{ij}(t)}{dt} = \gamma_{ij}^+ H_i(t) P_j(t) - D_{ij} C_{ij}(t) - \gamma_{ij}^- C_{ij}(t) - \sigma_{ij} C_{ij}(t) \quad (48)$$

$$\frac{dP_j(t)}{dt} = \sum_{i=1}^{\nu} \sigma_{ij} (1 + \kappa_{ij}) C_{ij}(t) - \delta_j P_j(t) - \sum_{i=1}^{\nu} \gamma_{ij}^+ H_i(t) P_j(t) \quad (49)$$

準定常状態近似を適用し, 任意の時刻 t において, $dC_{ij}/dt \approx 0$ が任意の i, j の組み合わせについて成り立つとすれば, (48) より, 任意の i, j の組み合わせについて,

$$H_i(t) P_j(t) - k_{ij} C_{ij}(t) \approx 0 \quad (50)$$

が各時刻 t について適用できる。ここで,

$$k_{ij} = \frac{\gamma_{ij}^- + D_{ij} + \sigma_{ij}}{\gamma_{ij}^+}$$

である。今, 種 P_j の総個体群密度

$$\bar{P}_j(t) = P_j(t) + \sum_{i=1}^{\nu} C_{ij}(t) \quad (51)$$

¹⁹ また, 後述の第 4.6 節で述べる Holling 型捕食過程における捕食者の機能的応答として Holling's Type II response (第 4.2 節参照; p.21) を与える Holling の円盤方程式 (107) (第 4.6 節; p.32) による種間相互作用項とも考えることができる。

²⁰ 再び, [] の代わりに斜体記号で各密度を表現している。

を導入すると、(50) より、関係式

$$C_{ij}(t) \approx \frac{H_i(t)/k_{ij}}{1 + \sum_{i=1}^{\nu} H_i(t)/k_{ij}} \bar{P}_j(t) \quad (52)$$

が得られる。これらの関係式 (50-52) を (47-49) に用いれば、個体群密度 H_i , \bar{P}_j ($i = 1, 2, \dots, \nu$; $j = 1, 2, \dots, l$) の時間変動ダイナミクスが次のように得られる：

$$\frac{dH_i(t)}{dt} = g_i(H_i, t) - \sum_{j=1}^l (D_{ij} + \sigma_{ij}) \frac{H_i(t)/k_{ij}}{1 + \sum_{n=1}^{\nu} H_n(t)/k_{nj}} \bar{P}_j(t) \quad (53)$$

$$\frac{d\bar{P}_j(t)}{dt} = -\delta_j \bar{P}_j(t) + \sum_{i=1}^{\nu} K_{ji} (D_{ij} + \sigma_{ij}) \frac{H_i(t)/k_{ij}}{1 + \sum_{n=1}^{\nu} H_n(t)/k_{nj}} \bar{P}_j(t) \quad (54)$$

ここで、

$$K_{ji} = \frac{\sigma_{ij} k_{ij} + \delta_j - (\gamma_{ij} + D_{ij})}{D_{ij} + \sigma_{ij}}$$

である。この系は、2栄養段階の食物連鎖網の数理モデルになっている。(53) と (54) に現れる捕食者個体群と餌個体群の間の相互作用項は、前出の (44) と (45) で与えられる2種個体群間相互作用項における Michaelis-Menten 型相互作用のより一般的な形式の一つである²¹。

3.3 個体群内相互作用から離散世代増殖過程へ

Poisson 分布に従う個体間相互作用頻度：Royama の理論

本節では、個体群内の個体間相互作用を考慮に入れた議論によって、第2.2節で述べた指数関数型 logistic 離散世代増殖過程 (8) を導く。ここで述べる導出は、Tomoo Royama (蜷山朋雄) (1992) [43] による議論に基づいている。

今、限られた資源を利用するある個体群を考える。資源が限られているので、個体それぞれは、必要とする資源の獲得のために他個体と資源を奪い合うことになるだろう。第 k 世代において、 i 個体で資源を奪い合っている場合に期待される個体あたりの増殖率を $r_k(i)$ と書く。また、第 k 世代において、ある資源を奪い合っている個体数が i である確率、もしくは、同じ資源を奪い合っている集団が個体数 i をもつ確率、あるいは、任意の1個体が同じ資源を奪い合っている i 個体から成る集団内の個体である確率を $P_k(i)$ と書く。 $r_k(1)$ は、第 k 世代において資源の奪い合いがない場合に期待される個体あたりの増殖率を表し、 $P_k(1)$ が資源を独り占めしている個体の個体群中の頻度を表す。すると、第 k 世代の個体群全体における個体あたり (期待) 平均増殖率 $\langle r \rangle_k$ を次のように表すことができる：

$$\langle r \rangle_k = \sum_{i=1}^{+\infty} r_k(i) P_k(i) \quad (55)$$

この平均増殖率 (55) の数理モデリングにおいては、考えている生息域での資源の奪い合いについて、個体間に差が導入されていると解釈できることに注意しよう。つまり、個体数 i で奪い合っている資源と異なる個体数 j ($j \neq i$) で奪い合っている資源が存在するためにそれぞれの資源を奪い合っている個体の間に差が生じるという解釈である。あるいは、利用可能な資源について (確率的に) 質的な差がありえる場合を考え

²¹ また、後述の第4.6節で述べる、複数の捕食者種と複数の餌種の間の Holling 型捕食過程における Holling の円盤方程式による相互作用ダイナミクス (118) と (119) [p.35] との数理的な対応も明らかである。

ていると解釈することもできる。考えている個体群が利用できる資源の質に応じて資源に関する奪い合いに強弱が生じ、それが奪い合いに参加する個体数 i に反映されているという見方である。

個体あたりの平均増殖率 $\langle r \rangle_k$ は、離散世代の場合、 $\langle r \rangle_k = N_{k+1}/N_k$ と定義できるので、式 (55) から、次の一般的な個体群サイズダイナミクスが得られる：

$$N_{k+1} = N_k \cdot \sum_{i=1}^{+\infty} r_k(i) P_k(i) \quad (56)$$

密度がより高い個体群では、資源の奪い合いはより激しくなるはずである。したがって、確率 $P_k(i)$ は、一般に、世代数 k にのみ依存するのではなく、第 k 世代における個体群サイズ（密度） N_k にも依存すると考えられるので、式 (56) によるダイナミクスは、必ずしも簡単ではない。

さて、第 k 世代における分布 $\{P_k(i) | i = 1, 2, \dots\}$ が個体群サイズ（密度）に依存する平均値をもつ Poisson 分布に従うものとしよう。すなわち、

$$P_k(i) = \frac{\gamma_k^{i-1} e^{-\gamma_k}}{(i-1)!} \quad (i = 1, 2, \dots) \quad (57)$$

とする。ここで、 $\gamma_k = \gamma_k(N_k)$ は、一般に、世代 k と個体群サイズ N_k に依存する正値関数とする。この Poisson 分布 $\{P_k(i)\}$ に基づけば、第 k 世代において資源の奪い合いをしている個体数の（期待）平均値 $\langle i \rangle_k$ は次のように求められる：

$$\langle i \rangle_k = \sum_{j=1}^{+\infty} j \cdot P_k(j) = \gamma_k + 1$$

関数 $\gamma_k(N_k)$ が個体群サイズ N_k について単調増加の場合、個体群サイズ（密度）がより大きければ、（上記の平均値 $\langle i \rangle_k$ も上昇し）資源の奪い合いがより激しくなる。

今、第 k 世代において i 個体で資源を奪い合う場合に期待される個体あたりの増殖率 $r_k(i)$ について、

$$r_k(i) = r_k(1) \mu_k^{i-1} \quad (58)$$

と仮定しよう。パラメータ μ_k は、第 k 世代における資源の奪い合いによる増殖率の低下の強さを表しており、 $0 < \mu_k \leq 1$ である。 μ_k が小さければ小さいほど、資源をめぐる争いが個体あたりの増殖率に及ぼす影響が強い。

Poisson 分布 (57) と増殖率分布 (58) を (55) に代入すると、個体群全体における第 k 世代の個体あたり（期待）平均増殖率 $\langle r \rangle_k$ は次のように得られる：

$$\langle r \rangle_k = r_k(1) \cdot e^{-(1-\mu_k)\gamma_k} = e^{\ln r_k(1) - (1-\mu_k)\gamma_k} \quad (59)$$

結果として、式 (56) より、

$$N_{k+1} = N_k \cdot e^{\ln r_k(1) - (1-\mu_k)\gamma_k} \quad (60)$$

という個体群サイズ変動ダイナミクスが得られた。

関数 $\gamma_k(N_k)$ が個体群サイズ N_k の比例関数、すなわち、 $\gamma_k(N_k) = s_k N_k$ の場合、式 (60) は、明らかに、第 2.2 節で述べた Ricker モデル (8) に相当するものである。正のパラメータ s_k は、第 k 世代における資源をめぐる争いの強さを表していると解釈できる。 $s_k = 0$ のとき、第 k 世代における資源をめぐる争いはなく、個々の個体が独立して資源を利用していることになる。式 (8) と (60) の間の対応と、本節の数理モデリングを考慮すると、式 (8) におけるパラメータ $\tilde{\alpha}_k$ は、第 k 世代における個体あたりの最大増殖率（内的自然増加率）の対数値を意味し、 $\tilde{\rho}_k$ は、個体群内の資源をめぐる争いの激しさ、および、その増殖率への効果の強さを表すパラメータであると考えることができる。したがって、第 2.2 節で述べた、連続型 logistic 方程式 (1) から Ricker モデル (8) を導く手順を逆に辿ってみれば、本節の議論は、個体群内の個体間の資源をめぐる争いから連続型 logistic 方程式を導く論理として考えることもできる。

Skellam モデル

今、個体あたりの増殖率が資源を奪い合っている個体数に反比例する単純な場合を考える。すなわち、第 k 世代において i 個体で資源を奪い合う場合に期待される個体あたりの増殖率 $r_k(i)$ について、

$$r_k(i) = \frac{r_k(1)}{i} \quad (61)$$

と仮定しよう。奪い合っている資源の分け前が等分であり、増殖率が入手できる資源量に比例する場合を考えることになる。Poisson 分布 (57) と仮定 (61) を (55) に代入すると、この場合の個体群全体における第 k 世代の個体あたり（期待）平均増殖率 $\langle r \rangle_k$ を次のように得ることができる：

$$\langle r \rangle_k = \frac{r_k(1)}{\gamma_k} (1 - e^{-\gamma_k}) \quad (62)$$

したがって、式 (56) より、個体群サイズ変動ダイナミクス

$$N_{k+1} = \frac{r_k(1)}{\gamma_k} N_k (1 - e^{-\gamma_k}) \quad (63)$$

が得られる。

関数 $\gamma_k = \gamma_k(N_k)$ が個体群サイズ N_k の比例関数、すなわち、 $\gamma_k(N_k) = s_k N_k$ の場合、(63) は、

$$N_{k+1} = \frac{r_k(1)}{s_k} (1 - e^{-s_k N_k}) \quad (64)$$

となる。John Gordon Skellam (1951) [52] は、Royama [43] と同様の考え方によって、この離散世代個体群サイズ変動ダイナミクス (64) を導出しており、Skellam モデル と呼ばれることがある。最も単純な $r_k(1) = r(1)$ かつ $s_k = s$ の場合には、Skellam モデル (64) は logistic 増殖過程 と同質の振る舞いをもつ個体群サイズ変動ダイナミクスを与える。 $r(1) \leq 1$ の場合には個体群は単調に絶滅に向かうが、 $r(1) > 1$ ならば、個体群は単調にある正值 [環境許容量 (carrying capacity)] に漸近する。

幾何分布に従う相互作用頻度

別のタイプの個体群内相互作用から導かれる離散型増殖過程を考えてみよう。Royama [43] の理論では、第 k 世代において、 i 個体で資源を奪い合っている集団のメンバーである個体の頻度 $P_k(i)$ が Poisson 分布に従う仮定がもうけられていた。この仮定は、Royama [43] が仮定したように、Poisson 分布に従うランダムさをもつ個体の空間分布によって個体群内の個体間相互作用が定まるとするならば、適当と考えられるが、考えている個体群内の個体の空間分布が個体群の何らかの特性に従うある特定の規則性をもっていたり、資源利用に関する行動様式にある規則性が存在する場合には不適当であろう。

そこで、ここでは、頻度分布 $\{P_k(i) | i = 1, 2, \dots\}$ が次の幾何分布 (geometric distribution) である場合を考えてみよう：

$$P_k(i) = (1 - z_k) z_k^{i-1} \quad (0 < z_k < 1) \quad (65)$$

分布の特性を決めるパラメータ z_k が個体群サイズ N_k の関数 $z_k = z_k(N_k)$ とすれば、考えている個体群のサイズ変動ダイナミクスに関わる密度効果の特性を数理モデリングに導入できる。第 k 世代において同じ資源の奪い合いをしている個体数の（期待）平均値 $\langle n \rangle_k$ は、この場合、

$$\langle n \rangle_k = \frac{1}{1 - z_k}$$

となる。パラメータ z_k がより 1 に近いほど平均値 $\langle n \rangle_k$ が大きくなる。この平均値 $\langle n \rangle_k$ を用いれば、頻度分布関数 $P_k(i)$ (65) を次のように表すこともできる：

$$P_k(i) = \frac{1}{\langle n \rangle_k} \left(\frac{\langle n \rangle_k - 1}{\langle n \rangle_k} \right)^{i-1}$$

第 k 世代において i 個体で資源を奪い合う場合に期待される個体あたりの増殖率 $r_k(i)$ について、幾何分布関数 (58) を仮定するならば、前節と同様の手順で個体群サイズ変動ダイナミクス (56) の具体的な形を導くことができる：

$$N_{k+1} = r_k(1)N_k \cdot \frac{1 - z_k}{1 - \mu_k z_k} \quad (66)$$

そこで、

$$z_k = z_k(N_k) = \frac{v_k N_k}{w_k + N_k} \quad (67)$$

の場合を考えてみよう。頻度分布 $\{P_k(i) | i = 1, 2, \dots\}$ が任意の個体群サイズ N_k に対して意味をもたなければならないから、パラメータ z_k は、任意の個体群サイズ N_k に対して 1 より小さな正値をとらなければならない。よって、(67) におけるパラメータ v_k および w_k について、 $0 < v_k \leq 1$ および $0 < w_k$ とおく。この (67) で与えられる z_k と N_k の間の関数関係は、個体群サイズ N_k が大きくなるにつれて、 z_k が単調に v_k (≤ 1) に漸近することを表す。よって、個体群サイズ N_k がより大きいほど平均値 $\langle n \rangle_k$ が大きい。このとき、(66) より、次の個体群変動ダイナミクスが導かれる：

$$N_{k+1} = r_k(1)N_k \cdot \frac{w_k + (1 - v_k)N_k}{w_k + (1 - \mu_k v_k)N_k} \quad (68)$$

ところで、第 3.3 節で Skellam モデル (64) を導いた際に用いた、個体あたりの増殖率が資源を奪い合っている個体数に反比例する場合の $r_k(i)$ (61) を、 $\{P_k(i) | i = 1, 2, \dots\}$ が幾何分布 (65) である場合に適用するとどのような数理モデルが導出できるであろうか。この場合、第 k 世代の個体群全体における個体あたり（期待）平均増殖率 $\langle r \rangle_k$ は、(55) より、次のように計算できる：

$$\begin{aligned} \langle r \rangle_k &= \sum_{i=1}^{+\infty} \frac{r_k(i)}{i} (1 - z_k) z_k^{i-1} = r_k(1) \frac{1 - z_k}{z_k} \sum_{i=1}^{+\infty} \frac{1}{i} z_k^i \\ &= r_k(1) \frac{1 - z_k}{z_k} \int_0^{z_k} \frac{1}{1 - x} dx = r_k(1) \frac{1 - z_k}{z_k} \ln \frac{1}{1 - z_k} \end{aligned} \quad (69)$$

この個体あたり（期待）平均増殖率 $\langle r \rangle_k$ を (56) に適用し、パラメータ z_k の個体群サイズ N_k への依存性が与えられれば、この場合の個体群ダイナミクスを得ることができる。その個体群ダイナミクスの特性を簡単には見積り難そうである。実際、パラメータ z_k の個体群サイズ N_k への依存性によって、増殖曲線はスクランブル型にもコンテスト型にもなり得ることがわかっている [48]。

本節で述べた数理モデリングによる個体群サイズ変動ダイナミクスは、明らかに、導入される個体群内相互作用の特性に大きく左右される。個体群内相互作用の個体あたりの増殖率 $\{r_k(i)\}$ への影響の特性が (58) と異なれば、式 (56) から導かれる個体群サイズ変動ダイナミクスも大きく異なる特性をもち得るだろう。この意味で、Royama [43] の理論による数理モデリングの考え方は応用性が高く、それは未知の数理モデルを導出する可能性をもつといえる [48]。

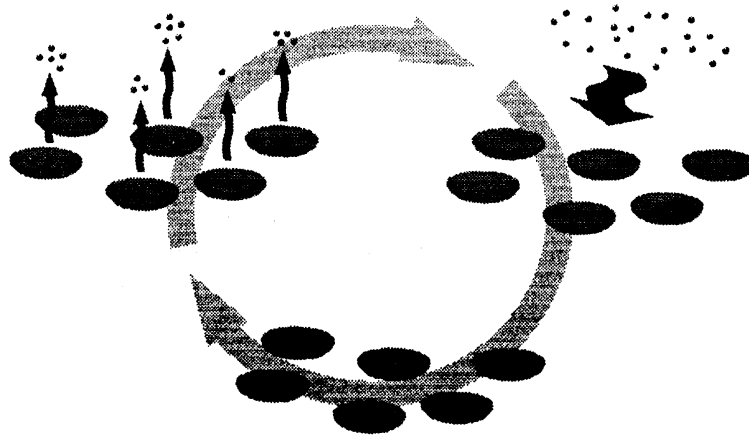


図 4: Site-based モデルの概念図。詳細は本文参照。

Site-based モデル

本節では, Sumpter & Broomhead (2001) [55], Johansson & Sumpter (2003) [20], Brännström & Sumpter (2005) [6] らが Royama [43] の理論による数理モデリングの考え方を応用・拡張した **site-based** モデルと呼ぶ数理モデリングを考察する。

ある生物個体群にとっての生息好適地の空間分布が分断的で、パッチ状に分布している場合を考える。生物個体群は生息好適パッチ (= “site”) を利用してのみ繁殖できるものとする。第 k 世代において、考えているパッチ状生息域において、 i 個体が存在するパッチの頻度を $p_k(i)$ と表すことにする。頻度 $p_k(i)$ は、一般的に、全生息域に存在するパッチの数や k 世代目の総個体群サイズ N_k に依存して定まる。各パッチにおける個体あたり (期待) 平均増殖率は、パッチに共存する個体数に依存して定まるものとし、第 k 世代において、 i 個体が存在するパッチにおける個体あたり (期待) 平均増殖率を $r_k(i)$ と表す。よって、第 k 世代において、 i 個体が存在するパッチあたり (期待) 平均増殖率 $\phi_k(i)$ は $\phi_k(i) = r_k(i) \cdot i$ として与えられる。

今考えている全生息域におけるパッチ総数を K_s とすると、第 k 世代において、 i 個体が存在するパッチ数の期待値 $\langle i \rangle_k$ は、 $\langle i \rangle_k = K_s \cdot p_k(i)$ で与えられる。そして、各パッチにおける増殖のみが次世代の個体群サイズを決めると仮定して、第 $k+1$ 世代の個体群サイズを次のように与える：

$$N_{k+1} = \sum_{i=0}^{+\infty} \phi_k(i) \langle i \rangle_k = K_s \sum_{i=1}^{+\infty} i \cdot r_k(i) p_k(i) \quad (70)$$

この式 (70) による離散世代個体群サイズ変動ダイナミクスが **site-based** モデルと呼ばれる (図 4 参照)。Royama [43] の理論による次世代の個体群サイズを定める式 (56) と比較すれば明らかなように、site-based モデルでは、個体群サイズの変動は、本質的に、各パッチにおいて共存する個体数に依存する。個体あたりの (期待) 平均増殖率は、共存する個体数が異なるパッチ毎に異なる。site-based モデルでは、次世代の個体群サイズを定めるために、個体群全体における個体あたり (期待) 平均増殖率ではなく、パッチ状生息域におけるパッチあたり (期待) 平均増殖率²² を考えている点が特徴的である。

さて、 K_s 個の生息好適パッチが各個体にとって同等であり、各個体によるパッチ選択が他個体に依存せず、ランダムである場合には、 N 個体のうち、あるパッチに i 個体が定住する確率 $p_s(i)$ は次のように与え

²²式 (70) における $\sum_{i=0}^{+\infty} i \cdot r_k(i) p_k(i)$ 。

られる²³：

$$\begin{aligned} p_s(i) &= \binom{N-i+K_s-2}{K_s-2} \bigg/ \binom{N+K_s-1}{K_s-1} = (K_s-1) \prod_{j=0}^{i-1} (N-j) \bigg/ \prod_{j=1}^{i+1} (N+K_s-j) \\ &= \left(1 - \frac{1}{K_s}\right) \prod_{j=0}^{i-1} \left(\frac{N}{K_s} - \frac{j}{K_s}\right) \bigg/ \prod_{j=1}^{i+1} \left(\frac{N}{K_s} + 1 - \frac{j}{K_s}\right) \quad (i = 1, 2, \dots, N) \end{aligned}$$

総個体数 N およびパッチ総数 K_s が十分に大きな場合には、次の幾何分布 (geometric distribution) で近似される：

$$p_s(i) \approx \frac{1}{\langle n \rangle + 1} \left(\frac{\langle n \rangle}{\langle n \rangle + 1} \right)^i \quad (i = 0, 1, 2, \dots)$$

ここで、 $\langle n \rangle = N/K_s$ はパッチで共存する個体数の平均値である。

そこで、第 k 世代において、考えているパッチ状生息域において、 i 個体が存在するパッチの頻度 $p_k(i)$ が次の幾何分布に従う場合を考えてみよう：

$$p_k(i) = \frac{1}{\langle n \rangle_k + 1} \left(\frac{\langle n \rangle_k}{\langle n \rangle_k + 1} \right)^i \quad (i = 0, 1, 2, \dots) \quad (71)$$

ここで、 $\langle n \rangle_k = N_k/K_s$ は、第 k 世代におけるパッチで共存する個体数の (期待) 平均値を表す。

まず、第 k 世代において、 i 個体が存在するパッチにおける個体あたり (期待) 平均増殖率 $r_k(i)$ が幾何分布関数 (58) で与えられる場合については、(70) より、次の離散世代個体群サイズ変動ダイナミクスが導かれる [48]：

$$N_{k+1} = r_k(1) \cdot \frac{N_k}{\{1 + (1 - \mu_k)N_k/K_s\}^2}. \quad (72)$$

この個体群サイズ変動ダイナミクスは、第 2.3 節で述べた拡張 Verhulst モデル (9) において $\theta = 2$ の場合であり、スクランブル型の増殖曲線を示す。

一方、第 3.3 節で Skellam モデル (64) を導いた際に用いた、個体あたりの増殖率が資源を奪い合っている個体数に反比例する場合の $r_k(i)$ (61) を適用すれば、(70) と (71) より、次の離散世代個体群サイズ変動ダイナミクスが導かれる [48]：

$$N_{k+1} = r_k(1) \cdot \frac{N_k}{1 + N_k/K_s} \quad (73)$$

この離散世代個体群サイズ変動ダイナミクスは、第 2.1 節で述べた Verhulst モデル (3)、M.P. Hassell [12] によって考察された数理モデル (5) である²⁴。コンテスト型増殖曲線を示す。

特別なスクランブル型の増殖の場合として、パッチに 1 個体のみ²⁵ が定住した場合に限り繁殖が可能であり、2 個体以上が定住しているパッチでは繁殖が不可能な場合を考えてみよう²⁶。 i 個体が存在するパッチ

²³ N 個の玉を K_s 個の箱に分け入れる (箱が空の場合も許す) 場合の数を考えればよい。たとえば、寺本 [56] 第 6 章参照。

²⁴ $p_k(i)$ が Poisson 分布に従う場合には、第 3.3 節で述べた Skellam モデル (64) が導かれる。文献 [6, 20] 参照。

²⁵ 必ずしも、通常の用語としての「1 個体」とは限らないことに注意。より一般的には、「単位個体群サイズ」と考えてよい。個体群サイズ (あるいは密度) の計量単位に依存する。

²⁶ 文献 [6, 20] では、 $p_k(i)$ が Poisson 分布に従う場合について、 i 個体が存在するパッチあたり (期待) 平均増殖率 $\phi_k(i) = r_k(i) \cdot i$ に対して、

$$\phi_k(i) = \begin{cases} b & \text{if } i = 1; \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

を適用して議論している。

チにおける個体あたり（期待）平均増殖率 $r_k(i)$ についての次の数理モデリングを適用する：

$$r_k(i) = \begin{cases} r_k(1) & \text{if } i = 1; \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases} \quad (74)$$

この場合，(70) より， $N_{k+1} = K_s r_k(1) p_k(1)$ であり， $p_k(i)$ が幾何分布 (71) に従う場合には，

$$N_{k+1} = r_k(1) \cdot \frac{N_k}{(1 + N_k/K_s)^2} \quad (75)$$

が導かれる。この離散世代個体群サイズ変動ダイナミクスは，前出の i 個体が存在するパッチにおける個体あたり（期待）平均増殖率 $r_k(i)$ が幾何分布 (58) で与えられる場合についての離散世代個体群サイズ変動ダイナミクス (72) と同様に，第 2.3 節で述べた， $\theta = 2$ の場合の拡張 Verhulst モデル (9) である²⁷。

概念図 4 から一目瞭然のように，site-based モデルは，フジツボや珊瑚のように浮遊性の幼生期を経て固着性の成熟（繁殖）期をもつ動物や，分散性の高い種子を生産する一年生の植物の個体群サイズ変動ダイナミクスに対する数理モデリングとして応用できるだろう²⁸。本節で考察したように，結果として導出される数理モデルの構造は，基本的に，個体あたり（期待）平均増殖率 $r_k(i)$ を定める密度効果の特性，および，生息好適パッチへの定着頻度 $p_k(i)$ の幼生密度への依存性によって決定される。言い換えれば，個体あたり（期待）平均増殖率 $r_k(i)$ と生息好適パッチへの定着頻度 $p_k(i)$ の与え方によって様々な数理モデルが導出される。

第 3.3 節で考察した数理モデリングでは，考えている個体群の空間分布が，いわば，統計的に導入されているといえる。すなわち，空間分布の統計的特性に依存した個体群内の個体間相互作用から個体群サイズ変動ダイナミクスモデルを構成する考え方である。より具体的に個体群の空間分布自体を導入した数理モデル²⁹ に比して，このような数理モデリングによって構成される数理モデルはセミ空間モデル (semi-spatial model)³⁰ と呼ぶこともできるだろう。本書で述べたように，この数理モデリングにはさらなる開拓の余地があり，新しい数理モデリングへの発展，新しい数理モデルの開発への応用が期待できる。

4 捕食ダイナミクス

4.1 餌-捕食者関係

捕食者 (predator; プレデター) は，他の生物種の個体を捕らえて食う生物を指す。この場合の食われる方の種を餌 (prey; プレイ) と呼ぶ³¹。一般に，餌-捕食者系 (prey-predator system, または，predator-prey system) とは，特に，食う者と食われる者の関係にある二種以上の生物個体群からなる種間関係 (interspecific relationship)，もしくは，群集構造 (community structure) を指している。餌個体が，捕食者に対して（たとえば，自己防衛のために）何らかの攻撃を加えることはあるだろうが，一般に，餌個体は，捕食者個体を餌とはしないから，食う者と食われる者の関係においては，餌種と捕食者種の区別は明確である³²。つまり，餌個体群は，捕食者個体群（利用する者の集団）によって利用される者の集団である。

そのような，利用する者と利用される者の関係として，生物学的に重要なものとして，寄生過程 (parasitism) を介した種間関係，寄生者 (parasite; パラサイト) と宿主 (host; ホスト)³³ の関係がある。寄生者の宿

²⁷ $p_k(i)$ が Poisson 分布に従う場合には，Ricker モデルが導かれる。文献 [6, 20] 参照。

²⁸ 無論，それらの場合に限るわけではない。

²⁹ たとえば，反応拡散方程式モデル，格子空間モデル，セルオートマトンモデルなど。

³⁰ Filipe et al. (2004) [9] による用語。

³¹ 捕食者に対して，「被食者」という呼び方もしばしば用いられる。

³² しかし，もちろん，二種の生物がお互いに食い合う状況を考えることは可能である。

³³ 寄主という呼び方もある。本稿では，寄生者と同じ文字から始まるこの語句を使うより異なる文字から始まる宿主という語句を通用とする。宿主という語句は医学用語であるという説もある。また，特に，捕食寄生者の場合に「寄主」という語句を使い，それ以外の寄生過程の場合の「宿主」と区別することもあるようである。

主への寄生様式については、宿主の体外への寄生 (ectoparasitism) と体内への寄生 (endoparasitism) を区別できるが、その様式によらず、寄生によって宿主の死亡が起こるような寄生者を、特に、宿主に対する捕食寄生者 (parasitoid; パラシトイド, パラサイトイド) と呼ぶ³⁴。

さて、捕食寄生者-宿主関係においては、寄生過程を通して、寄生を受けた宿主個体が死んでしまうので、捕食過程を通して、捕食を受けた餌個体が死んでしまう (食われてしまう) 過程との類似性が高い。この類似性の高さから、餌-捕食者関係に関する数理モデリングは、しばしば、捕食寄生者-宿主関係に関する数理モデリングへと発展・応用される。また、その逆もある。一方、(非捕食性) 寄生者-宿主関係については、宿主は、そのエネルギーを寄生者によって奪われるだけであって、寄生過程によって死亡するわけではないので、この点で、明らかに餌-捕食者関係とは異質である。しかし、たとえば、寄生を受けた宿主個体が、生存率の低下³⁵ や繁殖能力の低下という影響を受けるとすれば、寄生過程が宿主個体群のサイズ変動ダイナミクスに影響を与えるのは明らかである。しかし、人や動物の体内における腸内細菌の寄生のように、宿主の個体群ダイナミクスには実質的な影響を与えない寄生関係も存在しうる。

4.2 捕食者の応答

捕食者の捕食を介した餌への応答の要素は、大きく分けて次の二つの要素からなると考えることができる [53]: 数的応答 (numerical response), 機能的応答 (functional response)。前者は、捕食過程に依存した捕食者の個体群サイズの変動を指し、後者は、捕食過程において、餌密度の変化に対する捕食者 1 個体あたりの単位時間あたり摂食量 (すなわち、接触率もしくは摂食速度) の変動を指している。特に、後者は、広い意味での、捕食者の捕食行動の変化 (戦略の変化と呼べる場合もある) を反映するものであると考えることができる。

1959 年の Crawford Stanley Holling [14, 15] による、下記の機能的応答に関するタイプ分類は、現在、しばしば慣用的に用いられている (図 5 参照):

[Holling's Type I response] 捕食者個体あたりの単位時間あたり摂食量が、餌密度に (ほぼ) 比例して増加するが、ある餌密度以上に対しては一定になるような応答。

[Holling's Type II response] 餌密度上昇に対して、捕食者個体あたりの単位時間あたり摂食量は増加するが、その増加率が餌密度上昇に伴って低下し、単位時間あたり摂食量が上に凸の (飽和的) 増加曲線を描くような応答。

[Holling's Type III response] 餌密度上昇に対する捕食者個体あたりの単位時間あたり摂食量の増加率が、ある餌密度までは増大し、その餌密度を超えた餌密度上昇に伴っては低下する応答。単位時間あたり摂食量は、S 字型の (飽和的) 増加曲線を描く。

このような捕食者の摂食率の餌密度に対する応答の違いは、個体群サイズ変動ダイナミクスにおける大きな違いを生じさせる原因となりうるものである。

いずれの機能的応答においても、捕食者 1 個体の単位時間あたり摂食量は、十分な餌密度の上昇に対してその増加率がゼロもしくは十分に小さくなるという、いわゆる「頭打ち」の特性を含んでいる。これは、捕食者による捕食過程によって単位時間に処理できる限界餌量の存在が示唆されており、餌密度がその処理限界を超えるほど高い場合には、捕食者による摂食速度が、餌密度そのものよりも、摂食効率によって定まる限界値に依存して決まるという理解ができる。

Type III については、相対的に低密度におけるある餌密度までは、餌密度上昇に伴って、捕食者個体あたりの単位時間あたり摂食量の増加率は増大するので、この場合の応答曲線は S 字型になる。たとえば、相

³⁴生態学では、寄生者 (parasite) と称して捕食寄生者を指すことがしばしばあるようである。

³⁵相対的に死に易くなるという意味であり、捕食寄生の場合のように必ず死ぬということとは違う。

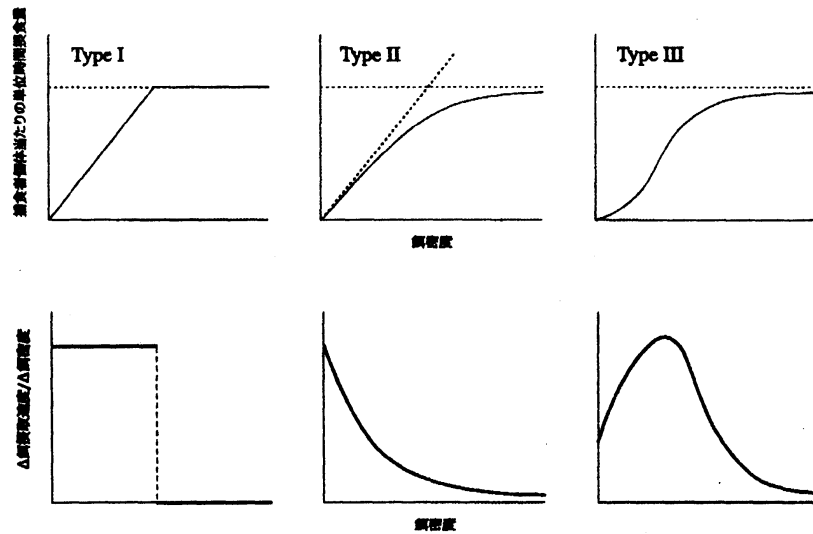


図 5: Holling による捕食者の機能的応答のタイプ分類。

対的に低密度においては、餌密度の上昇による捕食者と餌の遭遇頻度の上昇が摂食率の上昇に強く働くが、相対的に高密度になってくると、上記の摂食効率の限界効果による摂食率上昇率の抑制が強く働くという特性から理解できるだろう。あるいは（または、さらに）、相対的に低密度における餌密度上昇に伴って、捕食者の餌の探索・捕獲能力が上昇する（Holling [16]）とか、餌密度がかなり小さい場合に、対象としている餌個体群への探索努力を積極的に減らしている（Hassell *et al.* [13]）とか、餌の隠れ場所（もしくは、逃げ場所；shelter）が限られており、ある餌密度までは、餌が捕食から逃れやすく、捕食による摂食率が、餌の逃避によって抑えられているが、十分に餌密度が高くなってくると、餌の逃避の効果が薄れ、餌密度上昇に伴う摂食率の上昇が急になる（餌密度上昇の効果が強くなる）とかといった起因も考えることができる。

4.3 餌-捕食者個体群サイズ変動ダイナミクス

捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量は、一般に餌の密度とともに大きくなるだろう。しかし、それが無限に大きくなるとは考えがたい。この餌の密度と摂食量の関係に関して数理的に考えてみよう。今、捕食者密度が P 、餌密度が H である場合に、時刻 t における捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量を $f(P, H, t)$ とおき、捕食者数サイズ（密度） P による [微小] 時間 Δt における摂食総量 ΔY が、

$$\Delta Y = f(P, H, t)P\Delta t + O(\{\Delta t\}^2) \quad (76)$$

と表されると仮定しよう

。摂食効率関数 $f(P, H, t)$ は、時刻 t における捕食者 1 個体（捕食者単位個体群サイズ）による単位時間あたり摂食量であるから、たとえば、次のような性質を持つものと想定できる：

$$\frac{\partial f}{\partial P} \leq 0 \quad \frac{\partial f}{\partial H} \geq 0 \quad (77)$$

ただし、性質 (77) を $f(P, H, t)$ が必ず満たさなければならないというわけではない。たとえば、ある程度までの捕食者密度の上昇は、餌の摂取に有利に働く場合もあるであろう。捕食者が広い意味で相利的に餌の探索にあたり、その結果単独での餌探索の場合よりも探索効率が上昇するために、個体あたりの摂食率がむしろ上昇するような場合である。そのような場合には、ある程度までの捕食者密度の上昇に対して、 $f(P, H, t)$

は増加し、さらなる捕食者密度の上昇に対しては、捕食者1個体あたりの餌の割り当ての減少の効果によって、 $f(P, H, t)$ が減少する、というような(P に関して単峰型の)性質をもつ関数 f を考えることができる。Robert May [29] は、この関数 f が表すダイナミクスを、捕食者の機能的応答(前節参照)と呼んだ。Mayの考え方に立てば、捕食者の機能的応答は、関数 f の特性によって数値モデリングされるものである。

時刻 t における餌密度を $H = H(t)$ とし、時刻 t から時間 Δt における餌密度の変化分 $\Delta H = H(t + \Delta t) - H(t)$ について考える。餌密度の変化は、捕食者による摂食過程と捕食者密度によらない餌の更新(生成・死滅)過程によって定まるものと考えられるから、

$$\Delta H = -\Delta Y + \Delta G$$

と書くことにしよう³⁶。ここで、 ΔG は、時刻 t から時間 Δt における餌の更新過程による餌密度の変化分を表す。 ΔG は、一般に、餌密度 H 、時刻 t 、時間 Δt に依存する。よって、ここまでの議論により、

$$H(t + \Delta t) - H(t) = -f(P, H, t)P\Delta t + O(\{\Delta t\}^2) + \Delta G \quad (78)$$

が導かれる。餌の更新過程は、餌に内在する増殖・死滅過程と移出入過程によって定まるべきものである。

式(78)において、両辺を Δt で割り、 $\Delta t \rightarrow 0$ の極限を考えると、結果として、餌個体群のサイズ変動ダイナミクスは、次のように与えられる：

$$\frac{dH(t)}{dt} = g(H, t) - f(P, H, t)P \quad (79)$$

この式(79)の右辺において餌個体群の更新過程を表わす関数 $g(H, t)$ は、

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta G}{\Delta t} = g(H, t)$$

という関係を満たすものである。

一方、捕食者個体群のサイズ変動ダイナミクスは、

$$\frac{dP(t)}{dt} = -m(P, t) + F(P, H, t)P \quad (80)$$

で与えることができる。項 $-m(P, t)$ は、捕食者個体群の捕食以外の要因によるサイズ変動過程を表している。移出入のない閉じた個体群を考えるならば、この項 $-m(P, t)$ が表すのは、捕食者の死亡による捕食者個体群サイズの減少過程であり非正値をとる。項 $F(P, H, t)P$ が捕食による捕食者個体群の増殖過程を表している。この増殖過程は、餌個体群の捕食による減少過程を表す $f(P, H, t)P$ と密接な関係にあるべきだが、一般的には、同じものではないと考える方が自然である。 $f(P, H, t)P$ の値が表すのは、餌個体群の捕食による減少速度であるのに対し、 $F(P, H, t)P$ の値が表すのは、捕食者個体群の増殖速度という本来異質なものである。一般に、100単位の餌を捕食したからといって、100単位の捕食者が生まれるわけではないし、2倍の餌を摂食しても、捕食者が2倍生まれるとは限らない。

最も単純な数値モデリングは、 $F(P, H, t)P$ を $\kappa f(P, H, t)P$ (κ は正定数、もしくは、任意の時刻 t において非負値をとる時間の関数 $\kappa = \kappa(t)$)とおくものである。係数 κ は、しばしば、(エネルギー)変換係数([energy] conversion coefficient)と呼ばれるもので、餌摂取量がどのくらいの効率で捕食者増殖に寄与するかを表す。この数値モデリングにおいては、餌摂取速度 $f(P, H, t)P$ が上があれば上がるほど捕食者増殖速度 $F(P, H, t)P$ が比例的に増大することになる。

しかし、一般的には、捕食者1個体あたりの餌摂取速度 $f(P, H, t)$ は、餌摂取速度 $f(P, H, t)P$ が増大したからといって増加するとは限らない。値 $f(P, H, t)$ が捕食者1個体あたりの増殖率 $F(P, H, t)$ に直接関わ

³⁶ここで、 ΔH が「個体群密度」なのに対し、 ΔY は、「摂食総量」であるが、 P が捕食者「密度」であるから、 ΔY は、単位面積あたりに摂食によって減少した餌個体群の減少分、すなわち、餌個体群密度の減少分を与えている。

るものであるから、 $f(P, H, t)$ が上昇すれば、 $F(P, H, t)$ も上昇するという設定は考えうるが、その関係が比例的と考える必然性は、一般的にはない。単位時間あたりに捕食する量が増えすぎれば、一般にその捕食によって得られるエネルギーへの変換効率は減少する。2 kg 捕食した場合に得られるエネルギー量が、1 kg 捕食した場合に得られるエネルギー量の2倍ではなく、一般的には、2倍以下である。この原因としてしばしば挙げられるのは、捕食した餌の消化効率の低下である。生理的な捕食物消化機能の能力を超える大量の捕食は、消化不良も起こしうる。このような効果を個体群サイズ変動ダイナミクスに導入する場合には、 $F(P, H, t)P$ と $f(P, H, t)P$ は、 P や H (さらには、 t) の関数として異なるものとなるはずである。関数 F を f の関数として、 $F = F(f(P, H, t))$ で与える考え方が最も簡明である。上記の最も単純な場合には、 F が線形の関数であったが、一般には、 F は非線形関数である。捕食者の増殖に関する特性を与える数理モデリングにおいて関数 F の与え方が重要である。Robert May [29] は、この関数 F が表すダイナミクスを、捕食者の数的応答 (第4.2節参照) と呼んだ。したがって、この May の考え方に立てば、捕食者の数的応答は、関数 F の特性によって数理モデリングされるものである。

Lotka-Volterra 型捕食過程 (Lotka-Volterra predation process) は、Lotka-Volterra 型の個体群間相互作用を捕食過程に対して適用したものである。すなわち、式 (79) において、

$$f(P, H, t)P = \gamma(t)HP \quad (81)$$

という数理モデリングを行ったものを指す。 $\gamma(t)$ は、捕食過程の効率を表し、任意の時刻 t において非負値をとる。ここでは、一般的に時間の関数として与えた。この数理モデリングでは、結局、 $f(P, H, t) = \gamma(t)H$ であるから、捕食者1個体あたりの餌摂取速度が餌密度のみに依存している場合である。餌密度が倍になれば、捕食者1個体あたりの餌摂取速度も倍になる。第4.1節で述べた f の性質 (77) は明らかに満たされており、性質 (77) についても、(等号が成り立つ) 特殊な場合として満たされている。

一方、捕食による捕食者個体群の増殖過程を表す式 (80) における $F(P, H, t)P$ については、第4.1節で述べたように、 $f(P, H, t)P$ が Lotka-Volterra 型相互作用で表されるからといって、同様に $F(P, H, t)P$ までもが Lotka-Volterra 型相互作用で表される必然性はない。 $F(P, H, t)P$ が表すのは、捕食によって得られたエネルギーが捕食者個体群の増殖過程に変換されるという過程であり、一般に、単位時間あたり捕食者1個体による摂食量 $f(P, H, t)$ に比例する捕食者1個体あたり増殖率 $F(P, H, t)$ が実現するとは限らないからである。しかし、最も単純な数理モデリングとして、 $F(P, H, t) = \kappa(t)f(P, H, t)$ ($\kappa(t)$ は、任意の時刻 t において非負) とおき、単位時間あたり捕食者1個体による摂食量に比例する捕食者1個体あたり増殖率が実現する場合を考えることができるのであり、Alfred James Lotka [27, 28] と Vito Isacar Volterra [59, 60] もこのタイプの基本的な数理モデリングによる餌-捕食者系を考察した。いわゆる **Lotka-Volterra 型餌-捕食者系** (Lotka-Volterra prey-predator system) とは、(81) に加え、

$$F(P, H, t)P = \kappa(t)\gamma(t)HP \quad (82)$$

という数理モデリングが採用されたものを指す。なお、Lotka と Volterra が最初に考えた餌-捕食者系は以下のようなものであった：

$$\begin{cases} \frac{dH(t)}{dt} = r_H H(t) - \gamma H(t)P(t) \\ \frac{dP(t)}{dt} = -\delta_P P(t) + \kappa \gamma H(t)P(t) \end{cases} \quad (83)$$

4.4 Nicholson-Bailey モデル

オーストラリアの昆虫学者 Alexander John Nicholson と物理学者 Victor Albert Bailey は、捕食過程に対するひとつの数理モデリングを 1930 年代に発表した (Nicholson [35], Nicholson & Bailey [37])。その

数理モデルは、現在、Nicholson-Bailey モデルとして有名である。Nicholson-Bailey モデルは、寄生者-宿主関係 (parasite-host relationship) における寄生過程ダイナミクスを表すものとして扱われることが多いが、餌-捕食者系における捕食過程に関する数理モデリングと考えることも可能である。

Nicholson-Bailey モデルは、世代が離散的な昆虫個体群を想定した数理モデリングによって構築される。今、宿主の初期個体群密度を H_0 とおく。宿主の増殖・死亡過程はないものとする。考えている領域全体の面積を S とし、その内、寄生者が、ある時刻までに、面積 s の領域を探索したとして、寄生されなかった宿主の (考えている領域全体での平均) 個体群密度を $H(s)$ とおく。定義より、 $H(0) = H_0$ である。このとき、考えている領域における宿主の初期総個体数が $S \cdot H_0$ であり、寄生を受けなかった宿主の総個体数は $S \cdot H(s)$ であるから、寄生を受けた宿主の総個体数は $S \cdot H_0 - S \cdot H(s)$ で表される。よって、寄生者が面積 s を探索したときに、寄生を受けた宿主の個体群密度分 $Z(s)$ は、 $Z(s) = H_0 - H(s)$ である。

寄生者がさらに微小面積 Δs を探索する場合、寄生を受けていない宿主の (平均) 個体群密度の変化を考えてみよう。寄生者がこの微小面積 Δs を探索する間に新たに寄生を受けた宿主の個体数は、寄生者が面積 s を探索した場合に寄生を受けなかった宿主の総個体数が $S \cdot H(s)$ であるから、 $S \cdot H(s) - S \cdot H(s + \Delta s)$ で与えられる。

一般に、寄生者が探索した面積内の全ての宿主が寄生を受けるとは限らないので、ここでは、宿主密度が H のときに寄生者が探索した領域内の宿主 1 個体あたりに寄生を受ける確率を $\sigma(H)$ (≤ 1) とおこう。この寄生される確率は、一般的に、宿主の個体群密度に依存するものであるとする。したがって、探索した累積総面積が s である寄生者が、さらに微小面積 Δs を探索した場合に、この微小面積 Δs 内の宿主の内、寄生を受けた宿主「数」³⁷ を

$$\sigma(H(s))H(s)\Delta s + O(\{\Delta s\}^2)$$

とする³⁸。すなわち、寄生者が微小面積 Δs を探索したときの、寄生を受けた宿主密度の増分 ΔZ は、

$$\Delta Z = \frac{\sigma(H(s))H(s)\Delta s}{S} + O(\{\Delta s\}^2)$$

である。この ΔZ は、上で導いた、寄生者がこの微小面積 Δs を探索する間に新たに寄生を受けた宿主の個体数 $S \cdot H(s) - S \cdot H(s + \Delta s)$ を総面積 S で割って、個体群密度変化分に換算した値に等しいから、

$$H(s) - H(s + \Delta s) = \frac{\sigma(H(s))H(s)\Delta s}{S} + O(\{\Delta s\}^2) \quad (84)$$

が導かれる。両辺を Δs で割れば、 $\Delta s \rightarrow 0$ の極限で、

$$\frac{dH(s)}{ds} = -\frac{\sigma(H(s))H(s)}{S}$$

という微分方程式が導かれる。この微分方程式は、形式的に次のように解ける：

$$s = -S \int_{H(0)}^{H(s)} \frac{1}{\sigma(h)h} dh \quad (85)$$

この式 (85) が、寄生者が探索した累積総面積 s の増加に対する、寄生されていない宿主の個体群密度 H の変化を表している。

最も慣用的に Nicholson-Bailey モデルと呼ばれるモデルについては、寄生確率 σ を定数と仮定する。この場合には、式 (85) の積分は、計算できて、その結果、次のような探索面積-未寄生宿主密度の関係式が導かれる：

$$H(s) = H_0 e^{-\sigma s/S} \quad (86)$$

³⁷ここでは、寄生を受けた宿主の総「数」であり、個体群「密度」ではないことに注意。

³⁸ここで述べている数理モデリングにおいては、重複寄生 (multi-parasitism, polyparasitism) は考慮されていない。すなわち、宿主 1 個体に対して、複数の寄生者個体が寄生できるとすれば、被寄生宿主は、寄生者にとって、さらなる寄生の対象として、カウントされなければならないので、寄生者によって探索される宿主個体群密度は、未寄生宿主個体群だけでなく、被寄生宿主個体群も考慮に入れなければならない。

すなわち、寄生されていない宿主の個体群密度は、寄生者の探索した累積総面積の増加に対して指数関数的に減少する。この関係式 (86) より、寄生者が面積 s を探索したときに、寄生を受けた宿主の個体群密度 $Z(s)$ は、

$$Z(s) = H_0 \cdot (1 - e^{-\sigma s/S}) \quad (87)$$

と表されることが導かれる。

ところで、考えている領域における寄生者の個体数を P とする³⁹ と、寄生者による宿主探索の累積総面積が s となる場合、寄生者 1 個体あたりの宿主探索の累積総面積 (の期待値、あるいは、平均値) は、 s/P で与えられることになる。そこで、単位時間あたりの寄生者 1 個体による宿主探索面積を a (正定数) で与えることにすると、寄生者 P 個体による単位時間あたりの宿主探索総面積 (の期待値) は、 aP で与えられることになり⁴⁰、寄生者による宿主探索の累積総面積が s となるのにかかる (期待) 時間 t は、 $t = s/aP$ である。よって、この設定を用いれば、式 (86)、式 (87) は、次のように、時刻 t の関数として時間変化を表す式に変換できる：

$$H(t) = H_0 \cdot e^{-\sigma a(P/S)t} \quad (88)$$

$$Z(t) = H_0 \cdot \{1 - e^{-\sigma a(P/S)t}\} \quad (89)$$

寄生を受けた宿主の (平均) 個体群密度 $Z(t)$ は、寄生者総数 P が増大すれば増加するが、寄生者総数増大につれて、その増加率は減少する。このことは、寄生者 1 個体あたりの被寄生宿主個体群密度 $Z(t)/P$ が寄生者数 P の単調減少関数になるという結果に結びつく。

さて、宿主の繁殖期は、この寄生過程が起こっている季節の間隙にあり、寄生をうけた宿主は、この繁殖期に繁殖もできず、次の寄生過程までに死亡するものとする。寄生過程が起こっている期間の長さを T とすれば、式 (88) より、この寄生過程から逃れることのできる宿主の期待個体群密度は $H(T)$ で与えることができる。つまり、 $H(T)$ が繁殖活動に加わることのできる宿主の個体群密度を表す。宿主の個体群密度が H の場合における、単位個体群密度あたりの繁殖率を $R(H)$ とする。すなわち、寄生期間終了時における未寄生宿主の個体群密度を H として、次の寄生期間の初めにおける「新規の」未寄生宿主の個体群密度が $R(H)H$ で与えられるものとする。さらに、寄生期間終了時の未寄生宿主が次の寄生期間まで寄生可能な状態で生き残り、かつ、繁殖能力をもつ確率を $Q(H)$ で与える。一般的に、この越年確率 Q は、未寄生宿主の個体群密度 H に依存するものとして導入した。よって、第 k 回目の寄生期間の初めの未寄生宿主の個体群密度を H_k で表せば、この期間の終わりににおける未寄生宿主の個体群密度 H_k^{end} は、式 (88) より、

$$H_k^{\text{end}} = H_k e^{-\sigma a(P/S)T}$$

で与えられるから、第 $k+1$ 回目の寄生期間の初めの未寄生宿主の個体群密度 H_{k+1} は、上記の仮定より、

$$H_{k+1} = R(H_k^{\text{end}}) \cdot H_k^{\text{end}} + Q(H_k^{\text{end}}) \cdot H_k^{\text{end}} \quad (90)$$

と得られる。最も慣用的な (単純な) Nicholson-Bailey モデルについては、繁殖率 R と越年確率 Q を個体群密度に依存しない定数と仮定する。すると、式 (90) は、次のようになる：

$$H_{k+1} = (R + Q) \cdot H_k \cdot e^{-\sigma a(P/S)T} \quad (91)$$

³⁹ この寄生者個体数 P は、時間に寄らない定数と仮定する。昆虫個体群ダイナミクスにおける寄生では、その寄生過程は繁殖行動の一部ではあるが、寄生過程と繁殖による個体群増殖は時間帯が異なると考えることのできる場合がほとんどである。

⁴⁰ ここでは、複数の寄生者による宿主探索領域の重複による効果は考えていない。寄生者総数が増えることによる各寄生者の探索効率の低下の数値モデリングへの導入については、たとえば、寄生者 1 個体による単位時間あたり宿主探索面積 a が寄生者総数の単調減少関数 $a = a(P)$ であるとする仮定が考えられる。

この式 (91) で表される宿主個体群密度の季節変動ダイナミクスが、最も慣用的に、Nicholson-Bailey モデルと呼ばれるものである⁴¹。

一方、被寄生宿主 1 個体から産生し、次の寄生過程の期間に参加できる寄生者個体の期待数を p_0 とおくと、上記の長さ T の寄生期間で寄生される宿主個体数は $S \cdot Z(T)$ で与えられるから、この被寄生宿主個体群から産生される新規の寄生者個体数（の期待値）は、 $p_0 \cdot S \cdot Z(T)$ となる。また、上記の宿主の場合の数理解モデリングと同様に、ある寄生期間で寄生活動を行った寄生者が次の寄生期間まで生き残り、かつ、その期間での寄生過程に参加できる能力をもつ確率を θ とする。新規に産生された寄生者個体の次の寄生期間までの生存率は p_0 に含まれていると考えてよいが、一般には、生存率に寄生者個体群における密度効果が関与すると考えれば、 p_0 は、新規に産生された寄生者個体と、次の寄生期間まで越年できる寄生者個体とからなる個体群密度の関数と考えることができる。ここでは、最も単純な場合として、 p_0 と θ も共に定数である場合について考えることにし、第 k 回目の寄生期間の初めにおける寄生者数を P_k で表せば、この期間の寄生過程によって産生される（次の寄生期間に参加することのできる）新規の寄生者個体数は、式 (89) より、

$$p_0 \cdot S \cdot H_k \cdot \{1 - e^{-\sigma a(P_k/S)T}\}$$

で与えられることになる。越年する寄生者個体数を考慮すれば、第 $k+1$ 回目の寄生期間の初めにおける（寄生能力をもつ）寄生者数 P_{k+1} を次のように導くことができる：

$$P_{k+1} = \theta P_k + p_0 \cdot S \cdot H_k \cdot \{1 - e^{-\sigma a(P_k/S)T}\}$$

考えている領域における寄生者（平均）密度 $\bar{P}_k = P_k/S$ の季節変動を表す関係式に直せば次のようになる：

$$\bar{P}_{k+1} = \theta \bar{P}_k + p_0 \cdot H_k \cdot \{1 - e^{-\sigma a \bar{P}_k T}\} \quad (92)$$

結果として、式 (91) と (92) を合わせて、寄生者個体群と宿主個体群の間のダイナミクスを表す数理解モデルが得られたことになる⁴²。この 2 次元離散力学系を Nicholson-Bailey モデルと呼ぶこともある。

式 (91) の場合、寄生者がいなければ、宿主個体群サイズの季節変動は、等比数列をなす。よって、その場合、宿主個体群サイズは、ゼロ（絶滅）に漸近するか無限に増加する。実は、このことは、寄生者がいても同じである。すなわち、寄生者個体群は、ゼロ（絶滅）に漸近するか、宿主個体群サイズの無限の増加に伴って無限に増加する。無限に増加してゆく場合には、非常に大きな振動を伴いながら個体群サイズの変動が起こる。数学的には有限の季節でいずれかの個体群サイズがゼロになることはないが、数理解モデルとしては、非常に小さな個体群サイズになる季節には、絶滅すると考えることもできる。

式 (91) の場合に、寄生者が不在ならば宿主個体群が無限に増加するのは、宿主個体群の増殖に個体群内での密度効果が働いていないからである。個体群内での密度効果による調節が働き、寄生者が不在の場合、宿主個体群サイズはある有限値に制限される場合は、式 (90) における関数 $R(H_k^{\text{end}}) + Q(H_k^{\text{end}})$ の数理解モデリングによって導入できる。この関数が Verhulst モデルで与えられるならば、寄生者が不在の場合、宿主個体群サイズは、パラメータ値や初期値によらず、ある定値に単調に漸近収束する。あるいは、Ricker モデルで与えられるならば、寄生者が不在の場合、宿主個体群サイズは、パラメータ値に依存して、熊手型分岐を伴う定常解の周期倍化現象、カオス変動を現す性質をもつ。ところが、これらの宿主個体群内の密度効果を導入した Nicholson-Bailey モデルにおいては、図 6 が示すように、熊手型分岐ではなく、Neimark-Sacker 分岐と呼ばれる定常解の分岐が現れる⁴³。

⁴¹Nicholson-Bailey モデル (91) は、寄生過程を Poisson 過程による確率過程とする数理解モデリングによっても導出できる。たとえば、文献 [48] を参照。

⁴²ただし、式 (91) の右辺の P/S は、 \bar{P}_k で置き換える。

⁴³Neimark-Sacker 分岐と記されることもある。Sacker-Neimark 分岐、secondary Hopf 分岐、torus 分岐などとも呼ばれる。Neimark-Sacker 分岐については、例えば、Seydel[50]、Kuznetsov[25] や小室 [24] を参照されたい。

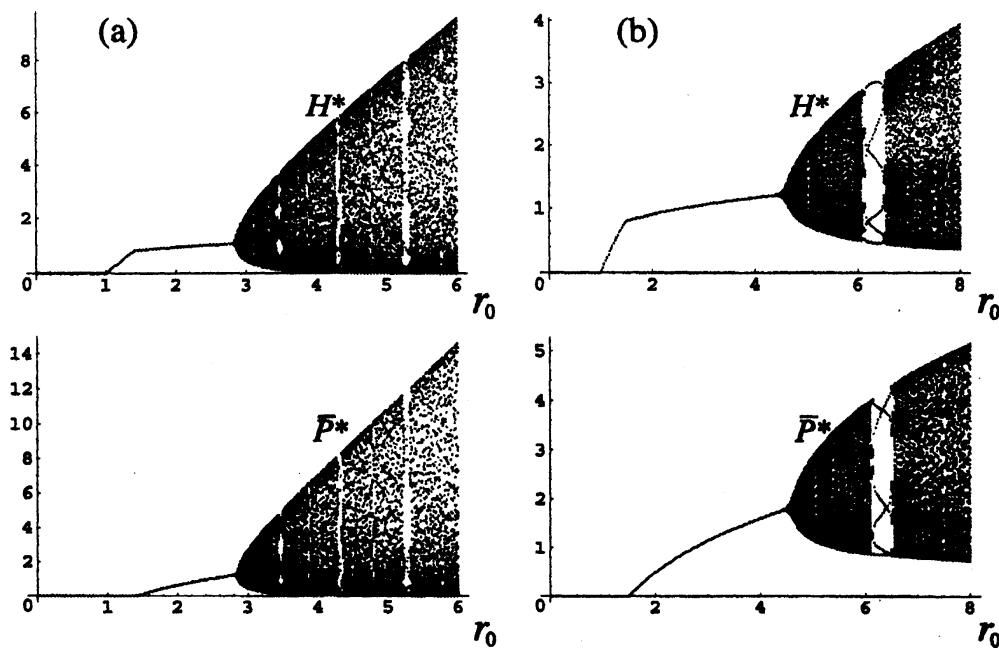


図 6: 宿主個体群内の密度効果を導入した Nicholson-Bailey モデル (90), (92) による個体群サイズの季節変動の定常解の分岐図。密度効果が (a) Verhulst モデル型の場合, $R(x) + Q(x) = r_0/(1 + 0.5x)$; (b) Ricker モデル型の場合, $R(x) + Q(x) = r_0 \exp[-0.5x]$ 。 $\sigma aT = 0.5$; $\theta = 0.2$; $p_0 = 2.0$ 。

Nicholson-Bailey モデルの数理解モデリングにおいては、被寄生宿主個体は、寄生過程からは除外されることになるという仮定が採用されている。だから、Nicholson-Bailey モデルの数理解モデリングにおける宿主個体群密度ダイナミクスは、餌個体群において捕食された個体が除外されるという過程と同等とみなすことができる。つまり、Nicholson-Bailey モデルは、餌-捕食者系に関する数理解モデリングとして理解することも可能なのであり、その場合、式 (89) が与える $Z(t)$ は、捕食者による時刻 t までの餌摂取総量に相当するので、この $Z(t)$ で与えられるような、捕食者による餌摂取量の数理解モデリングを、Nicholson-Bailey 型摂食過程と呼ぶことができる。

4.5 離散世代 Lotka-Volterra 型餌-捕食者系

寄生者-宿主関係に対する数理解モデル研究に比べると、餌-捕食者系についての離散世代型の数理解モデル研究は多くない。第 4.1 節で述べたように、捕食寄生者-宿主関係は、餌-捕食者関係と類似であるから、捕食寄生者-宿主系についての数理解モデルは、餌-捕食者系についての数理解モデルへの応用性が高いとも考えられる。ところが、餌-捕食者系についての数理解モデルとしては、歴史的に微分方程式を用いた連続世代型の数理解モデル研究が主流であり、また、現象理解に関する研究として成功してきた [23]。しかし、自然界における個体群サイズ変動に関わる事象（繁殖、死亡、移出入など）の多くは、本質的に時間離散的な事象である。そして、我々が手にできる個体群サイズ変動のデータも、通常、時間離散的な時系列である。この意味で、離散世代型の餌-捕食者系の数理解モデリング、数理解モデル解析にもっと関心が高まってもおかしくない。

近年、非線形常微分方程式系を用いた連続世代型個体群ダイナミクスモデルに対して、その動態の定性的性質を保持できる差分方程式系を構成する特殊な差分化スキームの研究も少なからず行われている [7, 26, 31, 32, 33, 34, 40, 41] が、離散世代型の数理解モデリングとしての研究にまでは発展していない。最近、本稿の著者自身による研究 [49] により、次の離散世代型餌-捕食者系モデルが連続世代型の Lotka-Volterra 型餌-捕食者系モデル (83) (定数係数の場合) に対応する定性的な性質を保持する (dynamically consistent

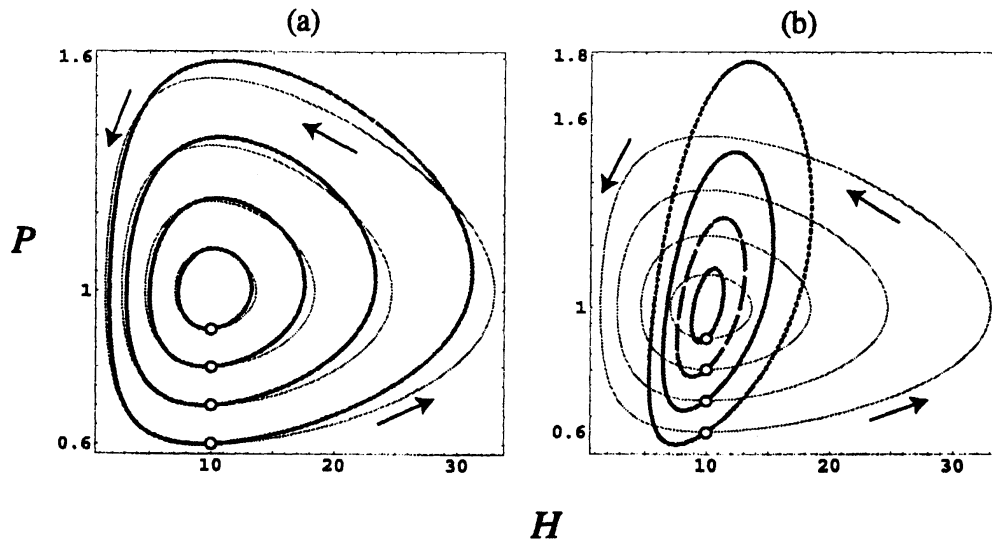


図 7: 相平面 (H, P) における連続世代型の Lotka-Volterra 型餌-捕食者系モデル (83) (定数係数) と離散世代型餌-捕食者系モデル (93) の軌道。異なる初期条件 (白丸) からの軌道の数値計算。薄色の曲線が連続世代型モデルの、濃色の点軌道が離散世代型モデルの軌道を表す。連続世代型モデルの解軌道は、初期値に依存した中立安定な (neutrally stable) 閉 (周期) 軌道を描き、離散世代型モデルの解軌道は、初期値に依存した閉曲線の上を巡る点列となり、二つのモデルの間の dynamical consistency を示している。矢印は連続世代型モデルの軌道の時間発展の向きを示す。(a) $h = 0.5$ (1500 ステップまで); (b) $h = 20.0$ (3000 ステップまで)。 $r_H = 1.0$; $\gamma = 1.0$; $\kappa = 0.01$; $\delta_P = 0.1$ 。

な) ことがわかった (図 7 参照) :

$$\begin{cases} H_{k+1} = e^{r_H h} H_k \{1 - \Pi_h(P_k)\} \\ P_{k+1} = e^{-\delta_P h} \left\{ P_k + \kappa \frac{\phi_P(h)}{\phi_H(h)} \cdot e^{r_H h} H_k \cdot \Pi_h(P_k) \right\} \end{cases} \quad (93)$$

ここで,

$$\phi_H(h) = \frac{e^{r_H h} - 1}{r_H}; \quad \phi_P(h) = \frac{e^{-\delta_P h} - 1}{\delta_P}; \quad \Pi_h(P_k) = \frac{\phi_H(h) \gamma P_k}{1 + \phi_H(h) \gamma P_k}$$

であり, h が離散時間ステップ長である。離散時間ステップ h における捕食過程の積算寄与が Π_h によって表されていると考えることができる。当然のことであるが, 微分方程式による連続世代型の Lotka-Volterra 型餌-捕食者系モデル (83) における mass-action 型 (Lotka-Volterra 型) 相互作用項の離散時間ステップ h における累積 (積分) が再び mass-action 型で現れることはまず期待できない。ここで紹介している離散世代 Lotka-Volterra 型餌-捕食者系モデルでは, それが双方の個体群サイズを含む分数関数形で表現されていることに注意されたい。また, この離散時間ステップ h における捕食過程による捕食者の積算増殖率に対する摂食量の捕食者増殖への変換率は, $\kappa \phi_P(h) / \phi_H(h)$ で与えられている。さらに, 著者による研究 [49] では, 餌種が logistic 型増殖の場合に対する dynamically consistent な離散世代型 Lotka-Volterra 型餌-捕食者系モデルや Kermack-McKendrick 伝染病モデル, より一般的な餌-捕食者系のある族に対しても相当にロバストな dynamical consistency をもつ離散世代型モデルの構成に成功している。

4.6 Holling 型捕食過程

この節では, カナダの Crawford Stanley Holling [14, 15] によって, 1959 年に議論された捕食過程の数理モデリング, そして, それをさらに発展させた蜷山朋雄 (Royama, Tomoo) の数理モデリング [42] に基

づいて、現在、Holling の円盤方程式 (Holling's disc equation) として有名な捕食量を表す式を導く捕食過程の数理モデリングについて述べる。

単一種の餌に対する円盤方程式

捕食者による捕食がランダムであり、捕食者から半径 R 内の餌を全て捕食の対象とするものとする。すなわち、ある時点での捕食者は、その位置を中心とした半径 R の円盤 (disc) 領域内の餌全てを (均等に) 捕食対象とすると仮定する。その円盤領域外の餌は決して捕食の対象にはならない。捕食者の移動を考えたとき、図 8 で示すように、捕食者の移動した経路を中心とした幅 R の帯状の面積が捕食のために捕食者が探索した領域である⁴⁴。帯状域の面積は、時刻 t における捕食者の移動の速さを $V(t)$ とすると、時刻 t から $t + \Delta t$ の時間に

$$2R \int_t^{t+\Delta t} V(z) dz \quad (94)$$

だけ増加する。捕食者「数」を定数 P とする⁴⁵ と、 Δt の時間の間の帯状域の延べ総面積の増分は、

$$P \cdot 2R \int_t^{t+\Delta t} V(z) dz \quad (95)$$

となる⁴⁶。よって、時刻 t における餌の密度を $H(t)$ とするとき、捕食者 P 個体によって Δt の間に捕食される総量 ΔY を、

$$\Delta Y = \sigma \cdot H(t) \cdot P \cdot 2R \int_t^{t+\Delta t} V(z) dz + O(\{\Delta t\}^2) \quad (96)$$

で与えられるものとする。ここで、パラメータ σ は、捕食者による捕食の成功率を表しており、1 以下の正定数である。すなわち、確率 $1 - \sigma$ で、捕食者に出会った餌が捕食を免れるものとする。

今、次のような仮定をおく：考えている全領域内には、当初 (初期状態において)、密度 $H(0)$ で均一に餌が分布していたとする。捕食者による餌の捕食が行われている間、考えている全領域内の餌は「速やかに」拡散し⁴⁷、全領域内で密度分布が均一になるものとする。考えている全領域の面積を S とすると、当初 ($t = 0$) の餌総量は $SH(0)$ である。餌の更新はないものとする。つまり、餌量は、初期の餌量 $SH(0)$ から捕食のみによって単調に減少する⁴⁸。

このような仮定の下で考えると、時刻 t における餌密度 $H(t)$ について、時刻 t から微小時間 Δt の間における餌密度の変化分を次のように与えることができる：

$$H(t + \Delta t) - H(t) = \frac{SH(t) - \Delta Y(t)}{S} - H(t) = -\frac{\Delta Y(t)}{S} \quad (97)$$

すなわち、式 (96) より、

$$\begin{aligned} \frac{H(t + \Delta t) - H(t)}{\Delta t} &= -\frac{2\sigma RPH(t)}{S} \cdot \frac{\int_t^{t+\Delta t} V(z) dz}{\Delta t} - \frac{O(\{\Delta t\}^2)}{\Delta t} \\ &= -\frac{2\sigma RPH(t)}{S} \cdot \frac{\int_0^{t+\Delta t} V(z) dz - \int_0^t V(z) dz}{\Delta t} + O(\Delta t) \end{aligned}$$

⁴⁴ もちろん、捕食者の移動経路が交差し、帯状面積に重複部分が生じることはあり得るが、ここでは、その領域の過去の歴史、すなわち、初めて訪れた場所なのか、再訪の場所なのかに依存せず、常に同じだけの捕食が可能であると仮定する。移動経路の交差によって、一度捕食域となった場所に再度訪れたとしても、捕食者にとっては、初めて訪れる場所と同じ扱いをするという仮定である。したがって、図 8 で示されるような、2次元平面で捕食者が移動した経路がつくる「パターン」の面積ではなく、捕食者の移動によって掃かれた「延べ (累積)」面積で捕食総量を量る。他の捕食者が過去に利用した領域に経路が重なった場合についても同様の仮定をおく。

⁴⁵ ここでは、 P は捕食者「密度」ではなく、捕食者「数」であることに注意。

⁴⁶ 同時刻において、各捕食者による半径 R の円盤状の捕食域は重複しないと仮定している。あるいは、重複は無視できるとする。

⁴⁷ 数理モデリングとしては、この「速やかさ」は、捕食者の捕食・移動の速さに比べて十分に速い拡散を想定している。すなわち、餌の空間分布における拡散の速さに比べると、捕食者の捕食・移動の速さは無視できるほど遅いもの、という仮定である。

⁴⁸ この仮定は、必ずしも例外的ではない。捕食が行われる期間において餌生物が繁殖期であることは決して一般的ではない。

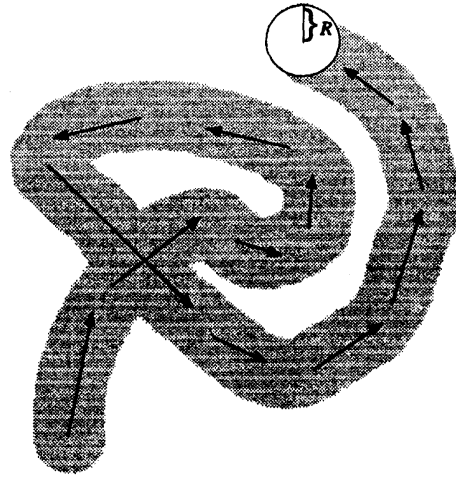


図 8: 円盤領域による捕食。円盤による平面の掃行面積によって捕食量が定まる。

という関係式が得られる。極限 $\Delta t \rightarrow 0$ をとれば、餌密度 $H(t)$ の時間変動を表す常微分方程式ダイナミクス

$$\frac{dH(t)}{dt} = -2\sigma RV(t) \cdot \frac{P}{S} \cdot H(t) \quad (98)$$

が得られる⁴⁹。

この式 (98) によって与えられるダイナミクスは、捕食による餌密度の低減過程を表しているわけであるが、それが、餌密度と捕食者数の積に比例した形で現れていることに着目しよう。これは、第 3.1 節で議論した mass-action 仮定による Lotka-Volterra 型相互作用である。このことは、本節で仮定してきた捕食者の捕食様式が、第 3.1 節で述べた mass-action 仮定に基づく Lotka-Volterra 型相互作用の解釈に沿う性質をもつからである。

第 4.1 節でも議論した、捕食者 1 個体による（時刻 t における）単位時間あたり摂食量 f は、今考えている場合には、餌密度 H のみの関数であり、式 (98) より、 $f = f(H, t) = 2\sigma RV(t)H(t)/S \propto H(t)$ であることがわかる。これは、単位時間における捕食者個体あたりの摂食量が餌密度に比例する場合であるから、第 4.1 節で触れ、第 4.4 節で述べた、Nicholson-Bailey 型の摂食過程であると考えられる。第 4.4 節の記述に現れた、単位時間あたりの寄生者 1 個体による宿主探索面積 a に相当するものが、本節では、 $2RV$ である。

実際、式 (98) を形式に解くと次のように書ける：

$$H(t) = H(0) \cdot \exp \left[-2\sigma R \int_0^t V(\tau) \frac{P}{S} d\tau \right] \quad (99)$$

したがって、時刻 t までの摂食による餌個体群サイズの低下総量 $Y(t) = SH(0) - SH(t)$ は、

$$Y(t) = SH(0) \left\{ 1 - \exp \left[-2\sigma R \int_0^t V(\tau) \frac{P}{S} d\tau \right] \right\} \quad (100)$$

で与えられ、これは、第 4.4 節で述べた、Nicholson-Bailey 型摂食過程における摂食量を表す式 (89) と同様の形式を持つことが明らかである。捕食者の移動速度 V （と捕食者数 P ）が時間によらない定数の場合には、

$$Y(t) = SH(0) \left(1 - e^{-2\sigma RV[P/S]t} \right)$$

⁴⁹ P/S は、考えている空間全体における捕食者の平均密度を表していることに注意。

となる。

さて、一般には、餌密度が上昇しても、捕食者による摂食速度は比例的には増加せず、餌密度の上昇に伴って飽和すると考えられる。ここでは、そのダイナミクスを導入しよう。見つけた餌を捕獲・摂食するためには処理時間 (handling time と呼ばれる) がかかるであろう。単位餌個体あたりのこの処理時間を一定 h とする。だから、時間 t の間には、個体数 t/h 以上の餌を摂食することはできない。今、時間 $\Delta\tau$ に捕食者 1 個体による Δy だけの餌摂食量⁵⁰ があったとすると、単位餌個体あたりに処理時間 h がかかるのであるから、摂食した餌総量 Δy にかかった総処理時間は $h\Delta y$ で与えられる。したがって、餌の探索時間は、 $\Delta\tau - h\Delta y$ であると考えることができる。

この探索時間が捕食者の移動時間であると解釈し、ここでは、簡単のために捕食者の移動速度 V は時間によらない定数である (定速移動) と仮定すれば、式 (96) より、時刻 t における餌の密度を $H(t)$ としたとき、捕食者 P 個体によって時刻 t から $t + \Delta\tau$ の間に捕食される総量 $\Delta Y = P\Delta y$ は、

$$\Delta Y = 2\sigma RVH(t)(\Delta\tau - h\Delta y)P + O(\{\Delta\tau\}^2) \quad (101)$$

つまり、

$$\Delta Y = \frac{2\sigma RVPH(t)}{1 + 2\sigma RVH(t)h} \Delta\tau + O(\{\Delta\tau\}^2) \quad (102)$$

となる⁵¹。よって、(98) と同様の導出手順によって、(97) より、次の餌密度 $H(t)$ の時間変動を表す常微分方程式ダイナミクスが得られる⁵²：

$$\frac{dH(t)}{dt} = -\frac{2\sigma RVH(t)}{1 + 2\sigma hRVH(t)} \cdot \frac{P}{S} \quad (103)$$

捕食者 1 個体による (時刻 t における) 単位時間あたり摂食量 $f (= \Delta Y/P\Delta\tau)$ は、やはり餌密度 H のみの関数であり、

$$f = f(H) = \frac{\alpha\sigma H(t)}{1 + \alpha\sigma hH(t)} \quad (104)$$

という形をしている。 $\alpha = 2RV$ である⁵³。

微分方程式 (103) は、以下のように形式的には解けるが、 H を陽に時間 t の関数として表すことはできない：

$$H(t) = H(0) \cdot e^{\alpha\sigma[h\{H(0)-H(t)\} - [P/S]t]} \quad (105)$$

この式 (105) より、handling time が考慮された場合の、時刻 t までの摂食による餌個体群サイズの低下総量 $Y(t) = SH(0) - SH(t)$ は、形式的に、

$$Y(t) = SH(0) \left\{ 1 - e^{\alpha\sigma[h\cdot Y(t) - [P/S]t]} \right\} \quad (106)$$

与えられ、これは、第 4.4 節で述べた、Nicholson-Bailey 型摂食過程における摂食量を表す式 (89) とは異なる特性を持つことが明らかである。

一般に、捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量 f が

$$f = f(H) \propto \frac{\alpha H(t)}{1 + \alpha h H(t)} \quad (107)$$

⁵⁰ もちろん、仮定より、 $\Delta y < \Delta\tau/h$ でなければならない。

⁵¹ 実は、捕食者の移動速度 V が時間の関数 $V = V(t)$ であつたとしても同様な結果を得ることができる。

⁵² 餌密度の捕食に無関係な変動要素 (増殖や種内競争など) を加味する場合には、式 (103) の右辺にそのダイナミクスを表す項、たとえば、 $G(H)$ が加わる。

⁵³ α は、捕食者 1 個体が単位時間あたりに捕食探索する面積を表している。第 4.4 節の記述に現れた、単位時間あたりの寄生者 1 個体による宿主探索面積 a に相当することに注意。捕食者の移動速度 V が定数ではなくて、時間関数 $V = V(t)$ である場合は、この定義より、パラメータ α が時間の関数として $\alpha = \alpha(t)$ で与えられる場合に相当する。

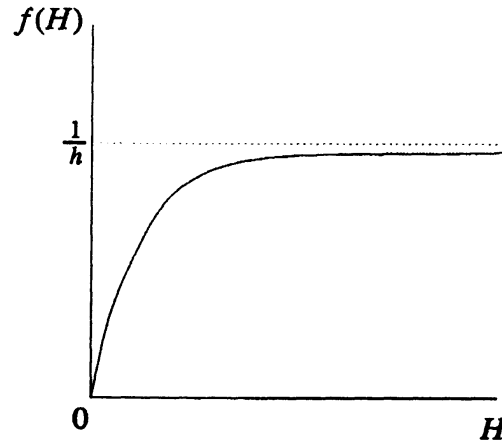


図 9: Holling の円盤方程式 (104)。餌密度 H の上昇とともに捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量 f は増加するが、飽和値 $1/h$ に漸近する。Holling's Type II response を表している。

で表されるとき f を **Holling の円盤方程式** (Holling's disc equation) と呼んでいる⁵⁴。ここで、 α は、正定数である。式 (104) で与えられる Holling 型の捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量 f は、図 9 で示されるような餌密度依存性を持っており、Holling's Type II response (第 4.2 節参照) を示している。handling time h のために餌密度が徐々に上昇しても捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量の増加は頭打ちになる。

複数種の餌に対する円盤方程式

さて、次に、捕食者によって利用される餌が k 種類あるとしよう。第 4.6 節と同様に、捕食者による捕食はランダムであり、捕食者から半径 R 内の餌を餌種によらず全て捕食の対象とするものとする。時刻 t における第 i 種の餌の密度を $H_i(t)$ 、捕食者による第 i 種の餌個体に対する捕食の成功率を σ_i 、handling time を h_i とおく。さらに、ここでは、第 i 種の単位餌密度あたりの重量を g_i とおく⁵⁵。

今、 $\Delta\tau$ の微小時間に捕食者 1 個体が餌総重量 Δm を摂食したとする。この時間に捕食者 1 個体が捕食した餌個体総数を Δy とすると、そのうち、第 i 種によって占められる割合 $\Delta\mu_i$ は、

$$\Delta\mu_i = \frac{\sigma_i H_i}{\sum_{j=1}^k \sigma_j H_j} \Delta y \quad (108)$$

と期待できる。これは、餌密度にかかわらず、捕食者 1 個体が捕食に成功すると期待されるのは、対象となる種 i 餌個体群の σ_i の割合である、という仮定から、密度が H_i の餌種は、捕食者にとっての実質的な価値⁵⁶として、密度 $\sigma_i H_i$ に相当すると考えられるからである。捕食者はランダムに捕食しているのであるから、 Δy に占める $\Delta\mu_i$ の割合は、この実効密度 $\sigma_i H_i$ の総実効密度 $\sum_{j=1}^k \sigma_j H_j$ に対する比で与えられると考えられる。

よって、 $\Delta\tau$ の時間に捕食者 1 個体が摂食した総餌重量 Δm は、

$$\Delta m = \sum_{i=1}^k g_i \Delta\mu_i = \sum_{i=1}^k g_i \frac{\sigma_i H_i}{\sum_{j=1}^k \sigma_j H_j} \Delta y \quad (109)$$

⁵⁴ 平面に半径 R の円盤をランダムに配置し、平面内の一点をランダムに選んだとき、その一点が円盤内の一点である場合を、捕食者が餌 1 個体を捕食したと考え、handling time h の時間を進め、その後、またランダムに 1 点を選ぶ、という (ゲーム的な) 操作を繰り返すとしたときに得られる、単位時間あたりの期待摂食量が Holling の円盤方程式によって与えられる。

⁵⁵ g_i は第 i 種の餌 1 個体の捕食によって捕食者が得るエネルギー期待量と考えてもよい。

⁵⁶ いくら餌密度が高くても、捕食できる割合が低ければ、捕食者にとっては実際の密度は意味を成さない。

である。第 i 種の単位餌個体あたりに処理時間 h_i がかかるのであるから、捕食者が捕食した餌個体総数 Δy に対してかかった総処理時間は、

$$\sum_{i=1}^k h_i \Delta \mu_i = \sum_{i=1}^k h_i \frac{\sigma_i H_i}{\sum_{j=1}^k \sigma_j H_j} \Delta y$$

であると考えられる。したがって、時間 $\Delta \tau$ における餌の探索にかかった正味の時間 ΔT は、 $\Delta \tau$ から総処理時間を差し引いた

$$\Delta T = \Delta \tau - \sum_{i=1}^k h_i \frac{\sigma_i H_i}{\sum_{j=1}^k \sigma_j H_j} \Delta y \quad (110)$$

で与えられる。

式 (110) より、捕食者が時間 $\Delta \tau$ の間に掃行（探索）した総面積は、 $2RV\Delta T$ で与えられ、この面積中に存在する種 n の餌個体は、 $2RV\Delta T \cdot H_n + O(\{\Delta \tau\}^2)$ であると考え⁵⁷。よって、捕食者 1 個体が時間 $\Delta \tau$ に捕食した餌個体総数 Δy は、

$$\Delta y = \sum_{n=1}^k \sigma_n \cdot 2RV\Delta T \cdot H_n + O(\{\Delta \tau\}^2) \quad (111)$$

で与えられなければならない⁵⁸。式 (110) を (111) に代入して、

$$\frac{\Delta y}{\Delta \tau} = \frac{2RV \sum_{n=1}^k \sigma_n H_n}{1 + 2RV \sum_{i=1}^k h_i \sigma_i H_i} + \frac{O(\{\Delta \tau\}^2)}{\Delta \tau} \quad (112)$$

が導かれる。

前節と同じ仮定を採用することにして、捕食者 P 個体によって $\Delta \tau$ の間に捕食される総餌重量 $\Delta M = P\Delta m$ は、(109) と (111) より、

$$\Delta M = \sum_{n=1}^k g_n \sigma_n \cdot 2RV\Delta T \cdot H_n P + O(\{\Delta \tau\}^2)$$

と書けるが、式 (112) を代入して整理すると、結局、

$$\frac{\Delta M}{\Delta \tau} = \frac{2RV \sum_{n=1}^k g_n \sigma_n H_n}{1 + 2RV \sum_{i=1}^k h_i \sigma_i H_i} \cdot P + \frac{O(\{\Delta \tau\}^2)}{\Delta \tau} \quad (113)$$

が導かれる。

第 i 種の時刻 t における餌密度 $H_i(t)$ について考えると、前節と同じ仮定により、(97) を用いて、時刻 t から微小時間 Δt の間における餌密度の変化分は次のように与えることができる：

$$H_i(t + \Delta \tau) - H_i(t) = \frac{SH_i(t) - P\Delta \mu_i}{S} - H_i(t) = -\frac{\sigma_i H_i(t)}{\sum_{j=1}^k \sigma_j H_j(t)} \Delta y \cdot \frac{P}{S}$$

だから、式 (112) より、次の式が得られる：

$$\frac{H_i(t + \Delta \tau) - H_i(t)}{\Delta \tau} = -\frac{2RV \sigma_i H_i(t)}{1 + 2RV \sum_{j=1}^k h_j \sigma_j H_j(t)} \cdot \frac{P}{S} + \frac{O(\{\Delta \tau\}^2)}{\Delta \tau}$$

⁵⁷ $\Delta \tau$ の間には、捕食過程が起こって餌個体群密度も変化しているのであるが、十分に短い時間 $\Delta \tau$ の間の餌個体群密度の変化は $O(\{\Delta \tau\}^2)$ として扱うことになる。

⁵⁸ (111) の右辺は、 $\Delta \tau$ の時間の間に捕食者 1 個体が掃行した面積内の種 n の全餌個体を確率 σ_n で捕食した場合の餌全量に関する和を表している。

よって、極限 $\Delta\tau \rightarrow 0$ をとれば、

$$\frac{dH_i(t)}{dt} = -\frac{2RV\sigma_i H_i(t)}{1 + 2RV \sum_{j=1}^k h_j \sigma_j H_j(t)} \cdot \frac{P}{S} \quad (114)$$

が得られる。これが餌種 i の密度 $H_i(t)$ の時間変動ダイナミクスを与える微分方程式である⁵⁹。

もしも、handling time がゼロ、すなわち、任意の i について $h_i = 0$ ならば、式 (114) で与えられる捕食による餌個体群密度減少のダイナミクスは、第 3.1 節で議論した、餌種が複数の場合についての mass-action 仮定による Lotka-Volterra 型相互作用による捕食過程を表していることに注意しておこう。また、その場合の摂食過程は、やはり、第 4.1 節で触れ、第 4.4 節で述べた、Nicholson-Bailey 型摂食過程である。

捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量 f は、式 (113) より、

$$f = f(H_1, H_2, \dots, H_k) = \frac{\sum_{n=1}^k g_n a \sigma_n H_n}{1 + \sum_{i=1}^k h_i a \sigma_i H_i} \quad (115)$$

で定まる。ただし、 $a = 2RV$ である。第 i 種の餌密度について、この Holling 型方程式 (115) を考えてみると、前節の単一種の餌密度に関する議論と同様に、餌密度 H_i の上昇につれて、捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量 f は増加するが、その増加は頭打ちであり、その上限値は、第 i 種の餌個体群にかかる handling time と、第 i 種以外の餌種に対する捕食によって定まることがわかる。捕食者の捕食がランダムであると仮定しているため、種 i の餌個体群の密度がどんなに高くても、捕食者は他の餌種も利用しており、他の餌の利用のための handling time が存在するからである。

ここでの議論をさらに拡張し、捕食者 P 個体の間に質の差（個性）が存在する場合についても、同様の数理モデリングを展開することが可能である。捕食者 P 個体の内、 l 番目の個体による捕食過程の特性として、探索半径 R_l 、移動速度 V_l 、餌種 i の個体に対する捕食成功率 σ_{il} 、餌種 i の個体に対する捕食過程にかかる handling time h_{il} を仮定すれば、上記と同様の数理モデリングによって、結局、この場合の餌種 i の密度 $H_i(t)$ の時間変動を表す微分方程式ダイナミクスは、

$$\frac{dH_i(t)}{dt} = -\frac{1}{S} \sum_{l=1}^P \frac{2R_l V_l \sigma_{il} H_i(t)}{1 + 2R_l V_l \sum_{j=1}^k h_{jl} \sigma_{jl} H_j(t)} \quad (116)$$

となることを導くことができる。この場合、 l 番目の捕食者による単位時間あたり摂食量 f_l は、

$$f_l = f_l(H_1, H_2, \dots, H_k) = \frac{\sum_{n=1}^k g_{ln} a_l \sigma_{nl} H_n}{1 + \sum_{i=1}^k h_{il} a_l \sigma_{il} H_i} \quad (117)$$

となる⁶⁰。ただし、 $a_l = 2R_l V_l$ である。

さらに、自然な拡張として、 n 種の捕食者が、各 P_k 個体存在する場合 ($k = 1, 2, \dots, n$) を考えることは難しくない。この場合は、式 (116) に対応して、

$$\frac{dH_i(t)}{dt} = -\sum_{l=1}^n \frac{2R_l V_l \sigma_{il} H_i(t)}{1 + 2R_l V_l \sum_{j=1}^k h_{jl} \sigma_{jl} H_j(t)} \cdot \frac{P_l}{S} \quad (118)$$

が導かれる。そして、第 j 種の捕食者個体による単位時間あたり摂食量 f_j は、

$$f_j = f_j(H_1, H_2, \dots, H_k) = \frac{\sum_{l=1}^k g_{jl} a_j \sigma_{lj} H_l}{1 + \sum_{i=1}^k h_{ij} a_j \sigma_{ij} H_i} \quad (119)$$

⁵⁹ 餌密度の捕食に無関係な変動要素（増殖や種内競争、種間競争など）を加味する場合には、式 (114) の右辺にそのダイナミクスを表す項、たとえば、関数項 $G_i(H_1, H_2, \dots, H_k)$ が加わる。

⁶⁰ ここで、パラメータ g_{ln} が第 n 種の餌 1 個体の捕食によって第 l 種の捕食者 1 個体が得るエネルギー期待値に相当する。捕食者種の繁殖に関わる生理的特性の違いによって、各餌種の価値は捕食者種毎に異なるはずである。

となる ($a_j = 2R_j V_j$)⁶¹。

第3.2節で準定常状態近似のアイデアを用いて導出した ν 種の餌個体群と l 種の捕食者個体群についての個体群サイズ変動ダイナミクス (53) と (54) に現れる相互作用項が上記の (118) と (119) に数理的に対応していることは明白である。すなわち、反応式 (46) で与えられるような種間相互作用過程に対して準定常状態近似を応用して導出される個体群サイズ変動ダイナミクスは、本節で述べてきた Holling の円盤方程式による数理モデリングが導くものと同質なのである。反応式 (46) での相互作用状態にある個体ペアの密度の導入が Holling 型捕食過程における handling time の導入に対応しているが故の結果だと理解できるだろう。

5 餌の利用に関する選択

2つ以上の餌種を有するある捕食者を考えたとき、その捕食者の餌種の利用の仕方には、何らかのルールが存在しうると考えられる。餌からの立場で考えると、これは、着目している捕食者による捕食圧 (predation pressure) がどのくらい強いか反映される。捕食者の餌種の利用の仕方については、

- どの餌種を利用するか
- 利用するとしたらどの程度利用するか

という二つの観点がある。

前者の観点は、『餌選択理論 (Diet selection theory⁶²)』において古くから研究されてきた。後者の観点も同様に長い研究の歴史をもち、『採餌理論 (foraging theory)』が広い拡がりをもって築かれてきた⁶³。これらの研究において典型的な立場は、ある採餌者1個体の餌の利用に関する行動において、どのような餌種の利用が最も優れているか、すなわち、最適な餌種の利用とはどのような戦略か、というものである。一方、個体群サイズダイナミクスを扱う理論的研究においても、そのような個体の行動選択の個体群サイズ変動への反映の数理モデリングが研究されている。

5.1 どの餌種を利用するか：餌選択理論

ある捕食者1個体が、 n 種類の餌種を利用可能であるとしよう。この捕食者にとって、どの餌種を利用すれば適応的なのか、という問題は、最適餌選択理論 (optimal diet selection theory) として多様に研究されている。ここでは、古典的であるが、最も基本的なその数理モデリングの考え方を述べる。

古典的餌選択理論

古典的基礎的餌選択理論においては、以下のような仮定の下で数理モデリングを考える：

1. 捕食者1個体の餌種利用に関して、他の捕食者個体からの影響は無視できる。
2. 捕食による単位時間あたりの期待エネルギー摂取量を最大にする餌選択が捕食者にとって最適である。
3. 捕食者が餌を捕食している間は他の餌個体を利用することはできない。

⁶¹実は、(119) は、(117) と式としては同一である。ただし、この場合、捕食者の各種内の個体差はないものとしているので、形式はよく似ているが、式 (116)、(117) と式 (118)、(119) では、数理モデリングに違いがあることに注意。

⁶²Diet menu theory と称される場合もある。

⁶³たとえば、Stephens & Krebs [54] は、採餌理論に関してコンパクトにまとめられた良書である。入門としては、粕谷 [21]、伊藤・山村・嶋田 [19] を、より進んだトピックスについては、Hughes [17]、Fryxell & Lundberg [10] を参照してほしい。

4. 捕食者は過去の捕食歴に依存しないで採餌活動を永続する。
5. 捕食者が餌 1 個体を捕獲し、食餌するためには餌種のみ依存して決まる処理時間 (handling time) がかかる。捕食者が第 i 種の餌 1 個体を捕獲し、食餌するための処理時間を h_i (定数; $i = 1, 2, \dots, n-1, n$) とする。同一餌種内の個体依存の処理時間のばらつきは無視できる⁶⁴。
6. 捕食が行われても餌密度は一定で変化しない⁶⁵。
7. 捕食者は餌をランダムに探索する。
8. 捕食者と餌個体の遭遇確率は、餌種のみ依存し、一定である。遭遇のみに着目した場合、捕食者が単位時間あたりに遭遇する第 i 種の餌個体数頻度を λ_i (定数; $i = 1, 2, \dots, n-1, n$) とする⁶⁶。
9. 個々の餌種 1 個体から捕食者が摂取できる期待エネルギー量は、餌種のみ依存して決まるとし、個体依存のばらつきは無視できる。餌種 i の 1 個体から捕食者が得られる期待エネルギー量を g_i (定数; $i = 1, 2, \dots, n-1, n$) とする。

そして、考えている捕食者が第 i 種の餌 1 個体に遭遇したときに、捕食者がその餌 1 個体を捕食する確率を p_i ($0 \leq p_i \leq 1$; $i = 1, 2, \dots, n-1, n$) とおこう。この確率 p_i の組 (p_1, p_2, \dots, p_n) の選択こそが、捕食者の餌選択行動を表す。

餌種によらず捕食者 1 個体が単位時間あたりに遭遇する総餌個体数頻度は、仮定により、 $\sum_{i=1}^n \lambda_i$ で与えられる。よって、任意の餌 1 個体への遭遇までにかかる期待時間 T_s は、 $1 / \sum_{i=1}^n \lambda_i$ と考えることができる。この時間 T_s を期待探索時間と呼ぼう。

餌 1 個体に遭遇したときに、それが第 i 種の餌である確率 q_i は、

$$q_i = \frac{\lambda_i}{\sum_{j=1}^n \lambda_j} \quad (120)$$

と考えることができる。すると、餌 1 個体に遭遇し、それを捕食した場合に期待される処理時間の期待値 T_h は、餌 1 個体に遭遇し、それが第 i 種であり、かつ、その餌個体を捕食する確率 $p_i q_i$ を用いて、

$$T_h = \sum_{i=1}^n p_i q_i h_i \quad (121)$$

で与えられる。同様に考えて、餌 1 個体に遭遇し、それを捕食して得られる期待エネルギー摂取量 G は、

$$G = \sum_{i=1}^n p_i q_i g_i \quad (122)$$

である。

餌 1 個体を探索し、捕獲・採餌するのに要する期待時間は、 $T_s + T_h$ で与えられるので、結局、(120)、(121)、(122) より、単位時間あたりの期待エネルギー摂取量 W を次のように定義できる：

$$W = \frac{G}{T_s + T_h} = \frac{\sum_{i=1}^n \lambda_i p_i g_i}{1 + \sum_{i=1}^n \lambda_i p_i h_i} \quad (123)$$

⁶⁴ 実には、ばらつきを無視できるというよりは、むしろ、ばらつきがあっても、期待値 (～平均値) のみを扱って議論を展開するという説明がより正確であるが、ここでは、簡明な記述を優先した。

⁶⁵ この仮定のように、餌密度一定と考える状況とは、捕食による餌密度の低下が無視できるような場合か、捕食によって低下した餌密度が速やかに補充され、餌密度がほぼ一定に保たれるような機構が生態系に存在するような場合である。前者は、捕食者の摂食速度に比べて餌密度が非常に高いような場合を考えることになる。また、後者については、餌種の増殖速度が採餌の速度に比べて十分に大きな場合と考えることができるだろう。もちろん、実験系のように、人工的に餌密度を一定にするような操作下にある場合も考えうるだろう。

⁶⁶ λ_i が大きいほど餌種 i は遭遇しやすい (見つけやすい) 餌であることになる。

さて、上記の仮定2より、捕食者にとって最も最適な餌選択を考えるために、単位時間あたりの期待エネルギー摂取量 W の p_j 依存性を考えてみよう。

$$\frac{\partial W}{\partial p_j} = \frac{\lambda_j g_j \left(1 + \sum_{i=1, i \neq j}^n \lambda_i p_i h_i\right) - \lambda_j h_j \sum_{i=1, i \neq j}^n \lambda_i p_i g_i}{\left(1 + \sum_{i=1}^n \lambda_i p_i h_i\right)^2} \quad (124)$$

よりわかるように、 $\partial W / \partial p_j$ の符号は p_j に依存しない。したがって、 W を最大にする最適な餌選択 $(p_1^*, p_2^*, \dots, p_n^*)$ において、各 i に対する p_i^* は0または1になるはずである。

では、どの p_i^* が0であるか、ということになる。実は、式(124)は次のように書きかえることができる：

$$\frac{\partial W}{\partial p_j} = \frac{\lambda_j h_j}{1 + \sum_{i=1}^n \lambda_i p_i h_i} \left(\frac{g_j}{h_j} - W \right) \quad (125)$$

この式(125)の右辺に $p_i = p_i^*$ ($i = 1, 2, \dots, n$) を代入したとき、 W はある最大値 $W = W^*$ をとることに着目しよう。

ここで、便宜上、餌種における次のような質の順位を考えることにする：

$$\frac{g_1}{h_1} \geq \frac{g_2}{h_2} \geq \frac{g_3}{h_3} \geq \dots \geq \frac{g_{n-1}}{h_{n-1}} \geq \frac{g_n}{h_n}$$

餌種の番号付けには特に規定はなかったので、このような順位を与えたとしても議論の一般性は失われなない。 g_i/h_i は餌種 i に関しての単位処理時間あたりに得られる期待獲得エネルギー量を表しているの、餌種 i の個体に遭遇した場合の、その餌種の捕食者にとっての価値基準を与える値と考えることができる。

W の最大値 $W = W^*$ が定まれば、

$$\frac{g_1}{h_1} \geq \frac{g_2}{h_2} \geq \dots \geq \frac{g_{k^*}}{h_{k^*}} > W^* > \frac{g_{k^*+1}}{h_{k^*+1}} \geq \dots \geq \frac{g_n}{h_n}$$

となるような k^* を決めることが可能である。この k^* が決まれば、式(125)の右辺の符号は、 $i = 1, 2, \dots, k^*$ のときに正、 $i = k^* + 1, k^* + 2, \dots, n$ のときに負となることがわかる。したがって、 $p_1^* = p_2^* = \dots = p_{k^*}^* = 1$ かつ $p_{k^*+1}^* = p_{k^*+2}^* = \dots = p_n^* = 0$ である。言い換えれば、捕食者の最適餌選択においては、 g_i/h_i で定義される餌種の質に関して、上位の餌種からある順位までの質の高い餌種は選択的に捕食されるが、その順位より低い質の順位の餌種は捕食リスト (menu) から外し、採餌の対象としないという選択が捕食者の単位時間あたりの期待獲得エネルギー量を最大にするという意味で捕食者にとって最適である。

この結果より、速やかに、捕食者の最適餌選択の結果としての閾順位 k^* は、次の不等式を満たす唯一の順位として定められるものであることがわかる：

$$\frac{g_{k^*}}{h_{k^*}} > W_{k^*} > \frac{g_{k^*+1}}{h_{k^*+1}} \quad (126)$$

ただし、

$$W_k = \frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i g_i}{1 + \sum_{i=1}^k \lambda_i h_i} \quad (127)$$

である。すなわち、 W_k は、捕食者が順位1位から k 位までの餌種のみ、言いかえると、順位上位の餌種 k 種を餌として利用する場合における単位時間あたりの期待エネルギー摂取量である。

$$W_1 = \frac{\lambda_1 g_1}{1 + \lambda_1 h_1} < \frac{g_1}{h_1}$$

は、任意の正の λ_1 に対して成り立つので、条件(126)によるこれまでの議論より、最適餌選択を採る捕食者は、少なくとも、順位1位の餌種は捕食対象として利用する。

上位 k 種の餌を利用する場合の捕食者の単位時間あたりの期待エネルギー摂取量 W_k は、第 4.6 節で述べた Holling の円盤方程式 (115), 捕食者 1 個体による単位時間あたり摂食量 f , に対応する関数形を持っている。Holling の円盤方程式で捕食に関する実質餌密度として与えられている量が, ここで述べている古典的餌選択理論では単位時間あたりに遭遇する餌個体数頻度に対応している。

最適餌種選択において, 上位の餌種から順に利用するか否かを判断するとすれば, 条件式 (126) からわかるように, 上位 k 種の餌種を利用するとした時点で, 次の第 $k+1$ 位の餌種の利用非利用の判断については,

$$\frac{g_{k+1}}{h_{k+1}} > W_k$$

なら第 $k+1$ 位の餌種を利用すると判断し, 第 $k+2$ 位の餌種の利用非利用の判断に移る。あるいは,

$$\frac{g_{k+1}}{h_{k+1}} < W_k$$

なら第 $k+1$ 位の餌種は非利用とし, それ以下の順位の餌種は全て利用しないとして餌種選択を決定することになる。このアルゴリズムにおいては, 明らかに, 第 k 位の餌種の利用非利用に関する判断においては, その餌種の質の高さ g_k/h_k のみの情報が必要とされ, その餌種に関する遭遇頻度 λ_k の情報は必要とされない。

一方, 順位上位の餌 k 種を餌として利用する場合における単位時間あたりの期待エネルギー摂取量として定義された W_k について, 次の特性も導くことができる:

$$W_1 < W_2 < \dots < W_{k^*-1} < W_{k^*} > W_{k^*+1} > \dots > W_{n-1} > W_n$$

このことから, W_k は, k に関して, 唯一の最大値をとることがわかる。そして, 上記の W_k に関する特性からわかるように, 捕食者は, 餌種選択の最適性を, 上位 i 種の餌を利用した場合に期待される単位時間あたりのエネルギー摂取量によって判断することも可能である。すなわち, 上位 k 種の餌種を利用するとした時点で, 次の第 $k+1$ 位の餌種の利用非利用の判断については,

$$W_{k+1} > W_k$$

なら第 $k+1$ 位の餌種を利用すると判断し, 第 $k+2$ 位の餌種の利用非利用の判断に移ることにし,

$$W_{k+1} < W_k$$

なら第 $k+1$ 位の餌種は非利用とし, それ以下の順位の餌種は全て利用しないとして餌種選択を決定すればよい。この場合, 捕食者は, W_k に対して, W_{k+1} の値の情報を得なければ判断できない。明らかに, 第 k 位の餌種の利用非利用に関する判断においては, その餌種の質の高さ g_k/h_k のみの情報だけでなく, その餌種に関する遭遇頻度 λ_k の情報も必要となる。

しかし, むしろ, この場合の方が捕食者の最適餌選択行動への移行のしくみとしてより適当と考えることもできる。餌種の質を「判断できる」能力を捕食者がもつこともありえるだろうが, むしろ, 餌 k 種を利用している捕食者個体群から餌 $k+1$ 種を利用するような突然変異個体が生まれ, その突然変異個体が, より大きな単位時間当たりの期待エネルギー摂取量を実現しうるなら, 世代を重ねるうちに, その突然変異個体の個体群内頻度が大きくなる, というのが, しばしば用いられる進化生物学的なシナリオである。この場合には, 捕食者が判断しているというより, 自然によって捕食者が選択されているのであり, その選択における基準は, 単位時間当たりの期待エネルギー摂取量 W_k の値の大きさである。

5.2 餌をどの程度利用するか: スウィッチング捕食

ここでは, 複数種の餌種を利用する捕食者の餌利用に関する努力配分 (effort allocation, allocation of effort) について考察してみよう。前節における古典的餌選択理論においては, 利用する餌種の選択の最適性

が焦点であった。また、Holling 型捕食を古典的餌選択理論に適用することで、餌個体群サイズの時間変動による捕食者による利用餌種最適選択の時間変動まで議論を展開してみた。Holling 型捕食様式における捕食者は、餌種に依存しないランダムな採餌を行っており、餌種によらず、半径 R 内にある餌種はすべて捕食の対象としていた。しかし、捕食者が餌種に応じて能動的に特定の餌個体を捕食したり、あるいは、能動的に特定の個体の捕食をやめたりという選択も考えられる。古典的餌選択理論で扱っていたのは、all-or-none (全か無か) のルールによる餌種レベルの選択であったが、本節では、捕食者が積極的に捕食する対象となる餌種と 相対的に 消極的に捕食する餌種というものを考える。捕食者によるこのような餌種依存の捕食圧の配分をその特徴とする捕食様式が慣用的にスイッチング捕食 (switching predation) と呼ばれるものである。

スイッチング捕食様式

捕食者 1 個体が単位時間あたりに捕食活動に費やす総エネルギー量 (捕食努力量; predation effort ⁶⁷) を E とすると、前記の捕食者 1 個体による餌種依存の捕食圧の配分は、この総エネルギー量 E をどのような配分で捕食対象となっている複数の餌種への捕食過程に利用するか、という観点で考察することができる。

今、利用している餌種の数 k とし、第 i 種の餌個体群に対する捕食についてのエネルギー配分率を θ_i とおこう。 $\sum_{i=1}^k \theta_i = 1$ である。よって、第 i 種の餌個体群の捕食に単位時間に費やすエネルギー配分量 e_i は、 $e_i = \theta_i E$ である。仮定として、捕食者 1 個体は、餌種 i から、単位時間あたり、このエネルギー配分量 e_i に比例する摂食量 (または、獲得エネルギー量) を得ることができるものとする。つまり、エネルギー配分量に基づいて、捕食者が採餌を行った場合、餌種 i からの単位時間あたり摂食量 φ_i を

$$\varphi_i = \alpha_i e_i H_i$$

と表すことができるとしよう。ここで、パラメータ α_i は、餌種 i に対する捕食の成功率を含む単位時間あたりの捕食効率を表す。 H_i は餌種 i の個体群サイズ (密度) である。すると、捕食者 1 個体が単位時間あたりに捕食できる総摂食量 f は、

$$f = \sum_{i=1}^k \varphi_i = E \sum_{i=1}^k \alpha_i \theta_i H_i \quad (128)$$

で与えられる。

最も単純な場合として、餌種数が 2 ($k = 2$) の場合を考えてみよう。この場合、 $\theta_1 + \theta_2 = 1$ に注意すると、

$$\frac{\partial f}{\partial \theta_j} = E (\alpha_j H_j - \alpha_i H_i) \quad (i, j = 1, 2; i \neq j)$$

を容易に得ることができる。この式から、 $\alpha_1 H_1 > \alpha_2 H_2$ である限り、 θ_1 を増加させ、 θ_2 を減少させるのが総摂食量 f を増加させるという意味で適応的なエネルギー配分である。逆に $\alpha_1 H_1 < \alpha_2 H_2$ なら、 θ_1 を減少させ、 θ_2 を増加させるのが適応的になる⁶⁸。

θ_i がより大きくなれば、餌種 i に対する捕食圧はより高くなり、したがって、餌個体群密度 H_i は減少するであろう。一方、 θ_j ($j \neq i$) はより減少することになり、餌種 j に対する捕食圧が低くなるので、個体群密度 H_j は増加するであろう。 $\alpha_j H_j < \alpha_i H_i$ ($i \neq j$) が成り立つ限り、 θ_i がより大きくなり、餌種 i への捕

⁶⁷ または、探索努力量 (searching effort)。

⁶⁸ $\alpha_1 H_1 > \alpha_2 H_2$ である限り、 $\theta_1 = 1, \theta_2 = 0$ とし、 $\alpha_1 H_1 < \alpha_2 H_2$ なら、 $\theta_1 = 0, \theta_2 = 1$ とするような all-or-none 的なエネルギー配分様式を「bang-bang 制御」と呼ぶ。これとは異なり、本節で述べられている配分様式は餌個体群密度に反応した θ_i の連続的な変化から成る。

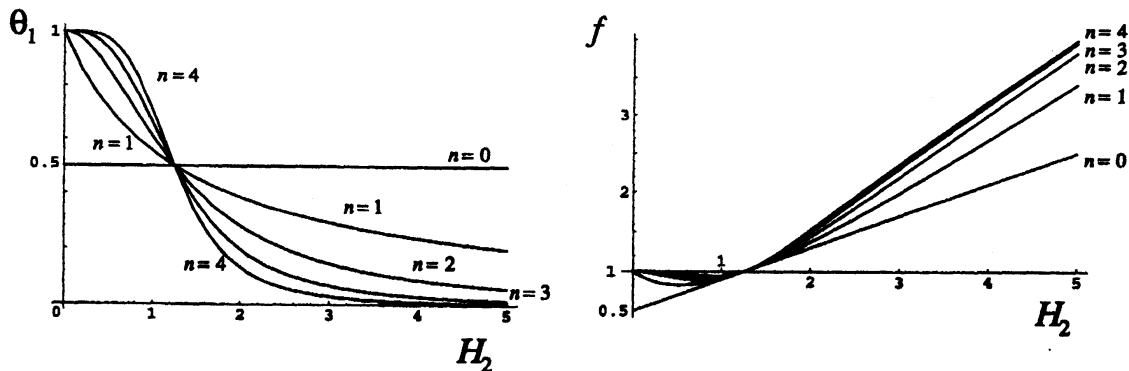


図 10: スウィッチング捕食様式。式 (129) によって与えられる捕食エネルギー配分 θ_1 と式 (130) による捕食者 1 個体が単位時間あたりに捕食できる期待総摂食量 f 。 $E = 1; \alpha_1 = 1; \alpha_2 = 0.8; H_1 = 1$ 。

食圧が増加し、個体群密度 H_i が低下すると考えられるので、平衡状態が存在するとすれば、平衡状態においては、 $\partial f / \partial \theta_1 = \partial f / \partial \theta_2 = 0$ 、すなわち、 $\alpha_1 H_1 = \alpha_2 H_2$ とならなければならない⁶⁹。

ここで、考えなければならないのは、捕食者による捕食に費やすエネルギーの配分 θ_i ($i = 1, 2$) の適応的な変化である。上記の議論における捕食効率パラメータ α_i ($i = 1, 2$) が捕食者種と餌種の種間関係のみで定まる定数であるとする、結局、上記の適応的採餌戦略では、配分 θ_i を捕食者が利用する餌種の個体群密度に応じて変化させていることになる。すなわち、 θ_i を餌個体群密度の関数と考えることになる。

理想的な捕食スウィッチング応答

餌種数が 2 の場合については、上記の適応的な θ_i の変化を実現する関数形として、以下のようなものを考えることができる：

$$\theta_i = \theta_i(H_1, H_2) = \frac{(\alpha_i H_i)^n}{(\alpha_1 H_1)^n + (\alpha_2 H_2)^n} \quad (i = 1, 2) \quad (129)$$

パラメータ n は、図 10 が示すように、捕食のスウィッチングの個体群サイズに対する応答性を表しており、 n が大きいほど応答が鋭くなる⁷⁰。また、 $n = 0$ の場合には、捕食エネルギー配分は、餌個体群サイズによらず、 $\theta_1 = \theta_2 = 1/2$ になる。すなわち、 $n = 0$ の場合、捕食者は、餌種によらずに餌個体をランダムに捕食しており、餌種を区別していないので、スウィッチング捕食を行っていないことになる⁷¹。捕食者がこの式 (129) によるスウィッチング捕食様式を採っているとき、捕食者 1 個体による単位時間あたりの期待総摂食量 f は、(128) より、

$$f = E \cdot \frac{(\alpha_1 H_1)^{n+1} + (\alpha_2 H_2)^{n+1}}{(\alpha_1 H_1)^n + (\alpha_2 H_2)^n} \quad (130)$$

となる。

図 10 が示すように、式 (129) によって与えられるスウィッチング捕食様式 ($n > 0$) による捕食は、非スウィッチング捕食様式 ($n = 0$) の場合よりも多い (より厳密には、少なくとも) 単位時間あたりの期待総摂食量を捕食者に提供する。しかも、その増分は、パラメータ n が大きければ大きいほどより大きい⁷²。 $\alpha_1 H_1 = \alpha_2 H_2$ の場合にのみ非スウィッチング捕食様式とスウィッチング捕食様式が等しい期待総摂食量を

⁶⁹後に述べる理想自由分布が実現された状態。

⁷⁰数学的には、 $n \rightarrow +\infty$ の極限で bang-bang 制御になる。

⁷¹捕食機会自体は、餌個体群サイズに依存したり、餌種に依存した探索・捕食効率に依存するだろうが、捕食者の捕食活動に向けるエネルギーについては、餌種によらない均等分配をしている。

⁷²つまり、捕食者の単位時間あたりの期待総摂食量の点からは、bang-bang 制御が最も優れている。

導く。餌種2に比べて餌種1の個体群サイズが十分に小さい ($\alpha_1 H_1 < \alpha_2 H_2$) とときには、餌種1への捕食エネルギー配分を下げ、その分、個体群サイズのより大きな餌種2への捕食エネルギー配分を上げて、餌種2の個体をより熱心に探索・捕食する方が捕食者の総摂取量の観点からは有利なはずである。これは、餌種2がより大きな個体群サイズを持つので、単位配分エネルギー増に対する、単位時間あたりに期待される餌種2からの摂取量の増加分が、餌種1からの摂取量の減少分を上回るからである。また、逆に、餌種2に比べて餌種1の個体群サイズが十分に大きい ($\alpha_1 H_1 > \alpha_2 H_2$) とときには、餌種1に対する捕食エネルギー配分を上げ、餌種2より餌種1をより熱心に探索・捕食する方が有利である。このことが図10によって明確に例示されている。

前出の議論により、平衡状態が存在するとすれば、その平衡状態においては、 $\alpha_1 H_1 = \alpha_2 H_2$ が成り立つはずである。この条件を満たす平衡状態における餌個体群サイズ H_i ($i = 1, 2$) に対して、式(129)によるスイッチング捕食様式は、 $\theta_1 = \theta_2 = 1/2$ になり、平衡状態における捕食者は、見かけ上、非スイッチング捕食様式 ($n = 0$) を採っている。もちろん、それは、餌個体群サイズの分布が、捕食者による捕食エネルギー配分を均等にする状況に結果的になっているからであって、やはり、捕食者のスイッチング捕食による結果なのである。捕食者のスイッチング捕食は、餌個体群サイズを能動的に変化させ、その結果、条件 $\alpha_1 H_1 = \alpha_2 H_2$ が満たされるような平衡状態に餌個体群サイズを誘導すると考えてもよいだろう。

平衡状態においては、捕食者が見かけ上、ランダム捕食をしているが、このとき、2種類の餌個体群それぞれからの摂食速度が等しくなっている。つまり、それぞれの餌種個体群からの単位時間あたり摂食量が等しくなっており、この観点から、捕食者にとっては、2種の餌個体群は区別されない。2種の餌個体群全体が、捕食者にとって、ある1種の餌個体群と同等な価値をもつような状況にあると考えるとよいだろう。捕食者にとって、各餌種個体群からの単位時間あたり摂食量が等しくなるような餌種の個体群サイズ分布は、理想自由分布 (ideal free distribution) と呼ばれるものになっている⁷³。本節で述べた餌2種の場合の理想自由分布は、 $H_1 : H_2 = \alpha_2 : \alpha_1$ で与えられる。

より一般的な捕食スイッチング応答

式(129)によって与えられるスイッチング捕食様式は、捕食者1個体が単位時間あたりに捕食できる期待総摂取量 f を増大させる最適な関数形を持っており、式(129)では、餌個体群サイズに対するスイッチング応答において、厳密に 捕食効率 α_i を用いたエネルギー配分を行っている。これを理想の場合として考え、もう少し一般的な捕食者のスイッチング応答関数 θ_i を考えてみよう。

$$\theta_i = \theta_i(H_1, H_2) = \frac{(\beta_i H_i)^n}{(\beta_1 H_1)^n + (\beta_2 H_2)^n} \quad (i = 1, 2) \quad (131)$$

上記の式(131)におけるパラメータ β_i は、餌種 i に対する嗜好度 (favorableness) と呼べるものであり、一般に捕食効率 α_i とは異なる⁷⁴。 β_1 が β_2 より大きければ大きいほど、捕食者は、餌種1の捕食にかかるエネルギーについて、餌個体群サイズに依存しない、より大きな偏りを持つ。言い換えれば、 β_1 が β_2 より大きければ大きいほど、捕食者は、捕食者1個体が単位時間あたりに捕食できる期待総摂取量を増大させる性質とは別に、より熱心に餌種1の個体を捕食しようとする (餌個体群サイズによらない) 在来⁷⁵の特性を持つ。

⁷³ 同一環境条件下における行動の選択に関する確率対応 (probability matching) と呼ばれるものに対応する (たとえば、戸田・中原 [57] を参照)。

⁷⁴ $\beta_i = c\alpha_i$ ($i = 1, 2$; c は i によらない任意の正定数) となると、理想的なスイッチング応答を持つスイッチング捕食と同等になる。

⁷⁵ 摂食以外の何らかの種間関係、たとえば、交尾場所などの繁殖過程に関わる要素を餌種が持っている場合に考えられる遺伝的 (進化的) 特性。

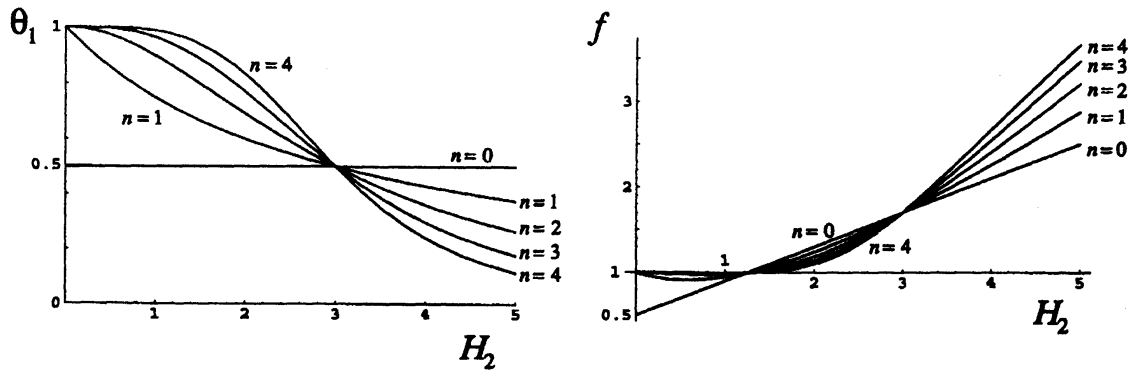


図 11: スウィッチング捕食様式。式 (131) によって与えられる捕食エネルギー配分 θ_1 と式 (132) による捕食者 1 個体が単位時間あたりに捕食できる期待総摂食量 f 。 $E = 1$; $\alpha_1 = 1$; $\alpha_2 = 0.8$; $\beta_1 = 3$; $\beta_2 = 1$; $H_1 = 1$ 。

捕食者がこの式 (131) によるスウィッチング捕食様式を採用しているときの捕食者 1 個体による単位時間あたりの期待総摂食量 f は、(128) より、

$$f = E \cdot \frac{\alpha_1 H_1 (\beta_1 H_1)^n + \alpha_2 H_2 (\beta_2 H_2)^n}{(\beta_1 H_1)^n + (\beta_2 H_2)^n} \quad (132)$$

となる。式 (131) によるスウィッチング捕食様式は、捕食者による餌嗜好性が存在することによって、理想的な式 (129) によるそれとはズレが生じるわけであるから、場合によっては、非スウィッチング捕食様式 ($n = 0$) より劣るものになりうるだろう。実際、図 11 が例示するように、餌個体群サイズによっては、非スウィッチング捕食 (=ランダム捕食) の方が優れている場合がある。

式 (131) によるスウィッチング捕食様式においては、 $\alpha_1 H_1 = \alpha_2 H_2$ の場合以外に、 $\beta_1 H_1 = \beta_2 H_2$ の場合にも非スウィッチング捕食様式 ($n = 0$) とスウィッチング捕食様式 ($n > 0$) における期待総摂食量 f が等しくなる。さらに、

$$\min \left\{ \frac{\alpha_1}{\alpha_2} H_1, \frac{\beta_1}{\beta_2} H_1 \right\} < H_2 < \max \left\{ \frac{\alpha_1}{\alpha_2} H_1, \frac{\beta_1}{\beta_2} H_1 \right\}$$

の条件下では、式 (131) によるスウィッチング捕食様式 ($n > 0$) は、非スウィッチング捕食様式 ($n = 0$) より劣る (図 11 参照)。

Holling の円盤方程式への導入

ここで、捕食スウィッチング応答を第 4.6 節で述べた Holling の円盤方程式に導入することを考えてみる。第 4.6 節での議論においては、捕食者の捕食について、距離 R 以内の餌個体を全て捕食の対象とするという仮定がおかれていた⁷⁶。また、捕食者 1 個体による単位時間あたりの期待総摂食量 f は式 (115) で与えられた。第 4.6 節での議論より、捕食スウィッチング応答関数 θ_i の Holling の円盤方程式への導入は、Holling の円盤方程式 (115) における σ_i を $\sigma_i \theta_i$ に置き換えることで可能である。すなわち、この θ_i は、距離 R 以内の餌種 i の個体に捕食対象としてどれだけ関心を持つかという度合いを表している。あるいは、捕食者が、距離 R 以内の餌種 i の個体の内、捕食対象として利用しようとする割合を表しているといってもよい。したがって、(115) より、スウィッチングの導入された複数の餌種に対する円盤方程式 f は、

$$f = f(H_1, H_2, \dots, H_k) = \frac{\sum_{j=1}^k g_j a \sigma_j \theta_j H_j}{1 + \sum_{i=1}^k h_i a \sigma_i \theta_i H_i} \quad (133)$$

⁷⁶ただし、捕食の失敗確率 $1 - \sigma_i$ が各餌種 i について仮定されていた。

となる。

再び、餌種が2種の場合 ($k=2$) について考えてみることにしよう。 $\theta_1 + \theta_2 = 1$ に注意すると、式(133)より、

$$\frac{\partial f}{\partial \theta_i} = \frac{(1 + h_i a \sigma_i H_i)(1 + h_j a \sigma_j H_j)}{(1 + h_1 a \sigma_1 \theta_1 H_1 + h_2 a \sigma_2 \theta_2 H_2)^2} \{\phi_i(H_i) - \phi_j(H_j)\} \quad (i, j = 1, 2; i \neq j)$$

が得られる。ここで、

$$\phi_i = \phi_i(H_i) = \frac{g_i a \sigma_i H_i}{1 + h_i a \sigma_i H_i} \quad (i = 1, 2)$$

である。したがって、前節と同様の議論により、スイッチングの導入された Holling 型捕食過程では、 $\phi_1 > \phi_2$ である限り、 θ_1 を増加 (θ_2 を減少) させるのが期待総摂食量 f を増加させるという意味で適応的な捕食エネルギー配分であり、逆の不等式 $\phi_1 < \phi_2$ が成り立つときには、 θ_1 を減少 (θ_2 を増加) させるのが適応的である。

実は、 ϕ_i は、餌種 i のみを捕食の対象として利用する場合 ($\theta_i = 1; \theta_j = 0; i, j = 1, 2; i \neq j$) において期待される捕食者1個体による単位時間あたりの総摂食量を定義している⁷⁷。だから、条件式 $\phi_1 > \phi_2$ による捕食スイッチング応答は、次のように言い換えることができる：餌1種のみを利用した場合に期待される単位時間あたりの総摂食量が大きい餌種の方への捕食エネルギー配分を大きくするべきである⁷⁸。

この議論より、前節と同様の考え方で、捕食スイッチング応答関数 θ_i を次のように構成することができる：

$$\begin{aligned} \theta_i &= \theta_i(H_1, H_2) = \theta_i(\phi_1, \phi_2) \\ &= \frac{(\beta_i \phi_i)^n}{(\beta_1 \phi_1)^n + (\beta_2 \phi_2)^n} \quad (i = 1, 2) \end{aligned} \quad (134)$$

パラメータ β_i は、前節同様、餌種 i に対する嗜好度を表している。 $\beta_1 = \beta_2$ のとき、この捕食スイッチング応答関数は（理想的に）最適なものになる。前節と同様に、式(134)による捕食スイッチングが導入された Holling 型捕食様式は、 $\beta_1 \neq \beta_2$ のとき、理想的なスイッチング捕食とはズレが生じるわけであるから、場合によっては、非スイッチング捕食様式 ($n=0$) より劣るものになりうる。簡単な計算により、今考えているスイッチング捕食様式 ($n>0$) による f が非スイッチング捕食様式 ($n=0$) によるそれと等しくなるのは、 $\phi_1 = \phi_2$ もしくは $\beta_1 \phi_1 = \beta_2 \phi_2$ の場合であることがわかる。スイッチング捕食様式が非スイッチング捕食様式より劣っている場合の出現、および、その条件はパラメータの値に強く依存している。

6 結び

生物個体群ダイナミクスにおける観測データは、ほとんどの場合、離散的な時系列として得られる。この点から、差分方程式系による離散時間モデルが適用されるのが適当とも考えられるのであるが、歴史的に、多くの場合（特に、相互作用する複数種の生物個体群ダイナミクスに対して）、微分方程式系による連続時間モデルが適用されてきた。しかも、そのモデル解析によって得られる知見が実際の個体群ダイナミクスの理解において成功を収めてきたと考えられている。離散的な時系列データに対する連続時間モデルの適用においては、データ値を与える時点間を数理的（近似的）に補完し、個体群ダイナミクスを時間連続的な

⁷⁷ 定義より、 $\phi_i < g_i/h_i$ が常に成り立つことに注意。

⁷⁸ この結果は、実は、Holling の円盤方程式 (115) に従う捕食において、handling time を無視した ($h_i = 0$ for $\forall i$) 場合についての本節の前半の議論でも適用できる。本節の前半の議論において、餌種 i のみを捕食に利用する場合に期待される捕食者1個体による単位時間あたりの総摂食量は、 $\alpha_i \theta_i E \cdot H_i$ で与えられたのである！

過程としてながめている、という見方ができる。この見方は、個体群ダイナミクスにおける増殖過程のもつ時間スケール（たとえば、引き続く増殖過程間の最短時間）がデータ値を与える時点間隔よりも十分に小さい場合や、逆に、十分に大きな場合には、適切な場合があろうが、多くの昆虫や植物の場合のように、これらの二つの時間スケールが一致している場合、連続時間モデルの適用における、データ値の時点間の補完部分では、本来、増殖過程は起こっていない。よって、このような場合、連続時間モデルの適用における、データ値を与える時点間の補完部分は、単なる、数学的な補完（あるいは、近似）を与えるものとしてしか解釈できない。この点、差分方程式系による離散時間モデルの適用が自然であると考えられるのに、離散的な時系列データの表す生物個体群ダイナミクスへの連続時間モデルの適用が歴史的に成功を収めてきたのはなぜであろうか。時間離散的な過程の連続時間モデルによる近似が成功しているという見地に立てば、ある時間連続モデルによって与えられる時間連続な過程上の離散的な時点列における系の状態（個体群サイズ値）の与える数列を表現する離散時間モデルを、その連続時間モデルから導出できる可能性もありそうであるが、この観点に立つ数理モデリング、数理モデルの研究はほとんどない。

近年、数理モデルの構築や構造自体を問題として議論する数理的・数理生物学的な学術的文献や研究集会（または、その分科会）が出てくることが多くなっている。実際、本稿で触れたように、数理モデルの構築や構造には数理的な問題が内在しており、それらを論理的に適切に取り扱うことが、数理モデル解析による理論的な生物現象の考察においては必要条件である。それをないがしろにした数理モデルによる研究には注意しなければならない。

本稿で議論した数理モデリングの発展的アイデアについては、未だ数理的に研究されていないものはいくつか含まれている。それらは、新しい数理モデルの構築の可能性のみならず、数学的にも未解決の問題を提供している。今後の数理生物学の課題になるだろう。

特に、上記のように、離散時間モデルについての数理モデリングについては歴史的にも数理的な検討が不十分ではなかったかとすら思われる。未開拓の問題も顔をのぞかせている。今後の発展が期待されるところである。

参考文献

- [1] I. Amdur and G.G. Hammes. *Chemical Kinetics: Principles and Selected Topics*. McGraw-Hill, New York, 1966.
- [2] I. Amdur and G.G. Hammes. 化学反応速度論 — 基礎概念と最近のトピックス —. 共立出版, 東京, 1966. (三山・浅羽 訳) .
- [3] T.S.Jr. Bellows. The descriptive properties of some models for density-dependence. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 50, pp. 139–156, 1981.
- [4] R.J.H. Beverton and S.J. Holt. On the dynamics of exploited fish population. *Fish. Invest., Lond., Ser. 2*, Vol. 19, p. 533, 1957.
- [5] J.A.M. Borghans, R.J. De Boer, and L.A. Segel. Extending the quasi-steady state approximation by changing variables. *Bull. Math. Biol.*, Vol. 58, pp. 43–63, 1996.
- [6] Å. Brännström and D.J.T. Sumpter. The role of competition and clustering in population dynamics. *Proc. R. Soc. B*, Vol. 272, pp. 2065–2072, 2005.
- [7] J.M. Cushing, S. Levarge, N. Chitnis, and S.M. Henson. Some discrete competition models and the competitive exclusion principle. *J. Diff. Eqns. Appl.*, Vol. 10, pp. 1139–1151, 2004.

- [8] R.J. De Boer and A.S. Perelson. Towards a general function describing T cell proliferation. *J. theor. Biol.*, Vol. 175, pp. 567–576, 1995.
- [9] J.A.N. Filipe, G.J. Gibson, and C.A. Gilligan. Inferring the dynamics of a spatial epidemic from time-series data. *Bull. Math. Biol.*, Vol. 66, pp. 373–391, 2004.
- [10] J.M. Fryxell and P. Lundberg. *Individual Behavior and Community Dynamics*, Vol. 20 of *Population and Community Biology Series*. Chapman & Hall, London, 1997.
- [11] J.B.S. Haldane. Disease and evolution. Symposium sui fattori ecologici e genetic della speciazione negli animali. *Ric. Sci.*, Vol. 19 suppl., pp. 3–11, 1949.
- [12] M.P. Hassell. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 44, pp. 283–295, 1975.
- [13] M.P. Hassell, J.H. Lawton, and R.M. May. Patterns of dynamical behaviour in single species populations. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 45, pp. 471–486, 1976.
- [14] C.S. Holling. The components of predation as revealed by a study of small mammals predation of the European pine sawfly. *Canad. Ent.*, Vol. 91, pp. 292–320, 1959.
- [15] C.S. Holling. Some characteristics of simple type of predation and parasitism. *Canad. Ent.*, Vol. 91, pp. 385–398, 1959.
- [16] C.S. Holling. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Ent. Soc. Canada*, Vol. 45, pp. 43–60, 1965.
- [17] R.N. Hughes, editor. *Diet Selection: An Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1993.
- [18] G. Huisman and R.J. De Boer. A formal derivation of the “Beddington” functional response. *J. theor. Biol.*, Vol. 185, pp. 389–400, 1997.
- [19] 伊藤嘉昭, 山村則男, 嶋田正和. 動物生態学. 蒼樹書房, 東京, 1992.
- [20] A. Johansson and D.J.T. Sumpter. From local interactions to population dynamics in site-based models of ecology. *Theor. Pop. Biol.*, Vol. 64, pp. 497–517, 2003.
- [21] 粕谷英一. 行動生態学入門. 東海大学出版会, 東京, 1990.
- [22] 慶伊富長. 反応速度論 (第2版). 東京化学同人, 東京, 1983.
- [23] S.E. Kingsland. *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology, Second Edition with a New Afterword*. The University of Chicago Press, Chicago, 1985.
- [24] 小室元政. 基礎からの力学系 — 分岐理論からカオスの遷歴へ, 臨時別冊・数理科学 SGC ライブラリ, 第17巻. サイエンス社, 東京, 2002.
- [25] Y.A. Kuznetsov. *Elements of Applied Bifurcation Theory, Third Edition*, Vol. 112 of *Applied Mathematical Sciences*. Springer, New York, 2004.
- [26] P. Liu and N. Elaydi. Discrete competitive and cooperative models of Lotka–Volterra type. *J. Comp. Anal. Appl.*, Vol. 3, No. 1, pp. 53–73, 2001.

- [27] A.J. Lotka. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [28] A.J. Lotka. *Elements of Mathematical Biology*. Dover, New York, 1956.
- [29] R.M. May. Patterns in multispecies communities. In R.M. May, editor, "*Theoretical Ecology: Principles and Applications*", pp. 197–227. Blackwell, Oxford, 1981.
- [30] J. Maynard Smith and M. Slatkin. The stability of predator-prey systems. *Ecology*, Vol. 54, pp. 384–391, 1973.
- [31] R.E. Mickens. *Nonstandard Finite Difference Models of Differential Equations*. World Scientific, Singapore, 1993.
- [32] R.E. Mickens. *Applications of Nonstandard Finite Difference Schemes*. World Scientific, Singapore, 2000.
- [33] R.E. Mickens. A nonstandard finite-difference scheme for the Lotka–Volterra system. *Appl. Numer. Math.*, Vol. 45, pp. 309–314, 2003.
- [34] R.E. Mickens. *Advances in the Applications of Nonstandard Finite Difference Schemes*. World Scientific, Singapore, 2005.
- [35] A.J. Nicholson. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, Vol. Suppl. 2, pp. 132–178, 1933.
- [36] A.J. Nicholson. An outline of the dynamics of animal populations. *Austral. J. Zool.*, Vol. 2, pp. 9–65, 1954.
- [37] A.J. Nicholson and V.A. Bailey. The balance of animal populations. Part I. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, Vol. 1935, No. 3, pp. 551–598, 1935.
- [38] M.G. Pedersen, A.M. Bersani, and E. Bersani. The total quasi-steady-state approximation for fully competitive enzyme reactions. *Bull. Math. Biol.*, Vol. 69, pp. 433–457, 2007.
- [39] W.E. Ricker. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, Vol. 11, pp. 559–623, 1954.
- [40] L.-I.W. Roeger. A nonstandard discretization method for Lotka–Volterra models that preserves periodic solutions. *J. Diff. Eqs. Appl.*, Vol. 11, No. 8, pp. 721–733, 2005.
- [41] L.-I.W. Roeger. Nonstandard finite-difference schemes for the Lotka–Volterra systems: generalization of Mickens's method. *J. Diff. Eqs. Appl.*, Vol. 12, No. 9, pp. 937–948, 2006.
- [42] T. Royama. A comparative study of models for predation and parasitism. *Res. Popul. Ecol.*, Vol. Suppl. 1, pp. 1–91, 1971.
- [43] T. Royama. *Analytical Population Dynamics*. Chapman & Hall, London, 1992.
- [44] K.R. Schneider and T. Wilhelm. Model reduction by extended quasi-steady-state approximation. *J. Math. Biol.*, Vol. 40, pp. 443–450, 2000.
- [45] S. Schnell, M.J. Chappell, N.D. Evans, and M.R. Roussel. The mechanism distinguishability problem in biochemical kinetics: The single-enzyme, single-substrate reaction as a case study. *C.R. Biologies*, Vol. 329, pp. 51–61, 2006.

- [46] L.A. Segel and M. Slemrod. The quasi steady-state assumption: A case study in perturbation. *SIAM Rev.*, Vol. 31, pp. 446–477, 1989.
- [47] H. Seno. Some time-discrete models derived from ode for single-species population dynamics: Leslie's idea revisited. *Scientiae Mathematicae Japonicae*, Vol. 58, No. 2, pp. 389–398, 2003.
- [48] 瀬野裕美. 数理生物学 — 個体群動態の数理モデリング入門. 共立出版, 東京, 2007.
- [49] H. Seno. A new discrete prey-predator system dynamically consistent with structurally unstable Lotka-Volterra ODE model. 【未発表】, 2007.
- [50] R. Seydel. *Practical Bifurcation and Stability Analysis: From Equilibrium to Chaos, Second Edition*, Vol. 5 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer-Verlag, New York, 1994.
- [51] 嶋田正和, 山村則男, 粕谷英一, 伊藤嘉昭. 動物生態学 新版. 海游社, 東京, 2005.
- [52] J.G. Skellam. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, Vol. 38, pp. 196–218, 1951.
- [53] M.E. Solomon. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, Vol. 2, pp. 235–248, 1949.
- [54] D.W. Stephens and J.R. Krebs. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, 1986.
- [55] D.J.T. Sumpter and D.S. Broomhead. Relating individual behaviour to population dynamics. *Proc. R. Soc. B*, Vol. 268, pp. 925–932, 2001.
- [56] 寺本英. ランダムな現象の数学. 吉岡書店, 京都, 1990.
- [57] 戸田正直, 中原淳一. ゲーム理論と行動理論, 情報科学講座, 第 C-12-1 巻. 共立出版, 1968.
- [58] A.R. Tzafriri and E.R. Edelman. The total quasi-steady-state approximation is valid for reversible enzyme kinetics. *J. theor. Biol.*, Vol. 226, pp. 303–313, 2004.
- [59] V. Volterra. Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Acad. Lincei.*, Vol. 6, pp. 30–113, 1926.
- [60] V. Volterra. Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. In Chapman, R.N. “*Animal Ecology*”, pp. 412–433. McGraw-Hill, New York, 1931. (英訳)